ANARTIA

Publicación del Museo de Biología de la Universidad del Zulia
ISSN 1315-642X

Anartia, 28 (junio 2019): 47-81

Ostras comestibles (Mollusca, Bivalvia) de las costas marítimas de Venezuela

Edible oysters (Mollusca, Bivalvia) of the maritime coast of Venezuela

Oliver Macsotay

Urb. El Trigal Norte, Av. Atlántico, no. 155-61 B, 2101 Valencia, estado Carabobo, Venezuela

Correspondencia: macsotayo@gmail.com

(Recibido: 16-12-2016 / Aceptado: 04-07-2018)

RESUMEN

La ostra comestible meridional, *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* (Guilding) es una especie autóctona, estando reportada desde el Plioceno Tardío. Habitante de los rizomas del manglar, también puede crecer sobre fondos duros. Los ecofenotipos se denominan aquí *guayanensis* y *lacerata*, pero conservan todos los rasgos internos de las valvas de *C. r. rhizophorae.* Una subespecie de la Provincia Magallánica, *C. rhizophorae praia* (Von Ihering), adaptada a vivir en posición vertical sobre fondos rocosos o gravosos, se halla en Venezuela, desde final del Pleistoceno. Durante el Plioceno, *Crassostrea paraibanensis* Singarajah, de valvas macizas, invadió el norte de Suramérica, donde aún sobrevive sobre fondos lodosos estuarinos. Durante el Plesitoceno Medio, *Crassostrea iridiscens* (Hanley) y *C. corteziensis* (Hertlein), de la provincia Panámica del Pacífico, invadieron ambientes de lata energía del Caribe meridional. Solo el segundo sobrevivió en Venezuela. *Crassostrea brasiliana* (Lamarck) es un taxón viviente en Brasil y Venezuela, que parece haber evolucionado del grupo de *C. r. rhizophorae* adaptada a substratos duros de alta energía y salinidad. *Saccostrea* fue un género común durante el Neógeno venezolano, con *S. cujiensis* (F. Hodson), *S. distans* (White) y *S. guppyi* (Wooding), el cual migró a la provincia de lo que hoy es Perú durante el Plioceno. Su descendiente, *S. palmula* (Carpenter) reinvadió el Mar Caribe meridional durante el Pleistoceno Medio. *Saccostrea* cf. *cucullata* (Born) y *Crassostrea gasar* (Adanson) son especies invasivas desde el Océano Indico el primero, y de África occidental el segundo.

Palabras clave: Ostreidae, período Neógeno, Venezuela.

ABSTRACT

The common edible oyster of the Caribbean Sea, *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* (Guilding) is an autochthonous species, recorded since Late Pliocene. It is mostly found growing on mangrove roots, but it can also get attached to rocky bottoms. The ecophenotypes are here named *guayanensis* and *lacerata*, but these are only adaptations to the substrate and the water conditions. A subspecies involved in the Magellanic Province, *C. rhizophorae praia* (Von Ihering), adapted to grow in upright position, on gravelly or shelly bottons, arrived to Venezuela during Late Pleistocene-Holocene times. Since the Pliocene epoch, a thick-shelled species, *Crassostrea paraibanensis* Singarajah, invaded from Brazil northern South America, where it still inhabits muddy bottoms in estuaries. During Middle Pleistocene times, *C. iridiscens* (Hanley) and *C. corteziensis* (Hertlein) invaded from the Panamic Province (Pacific) the high-energy environments of the southern Caribbean. Only the second survived locally in Venezuela. *Crassostrea brasiliana* (Lamarck) –living in Brazil and Venezuela on hard substrates– could have evolved from *C. r. rhizophorae*. *Saccostrea* was a common genus in Venezuela on Neogene times, with *S. cujiensis* (F. Hodson), *S. distans* (White) and *S. guppyi* (Wooding), migrated to the Peruvian Province during Pliocene times. Their descendant, *S. palmula* (Carpenter) re-invaded the southern Caribbean during Middle Pleistocene times. *Saccostrea* cf. *cucullata* (Born) and *Crassostrea gasar* (Adanson) are invasive taxa from the Indian Ocean and Western Africa, respectively.

Key words: Ostreidae, Neogene, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

En Venezuela, durante las últimas décadas del siglo pasado, se ha despertado mucho interés entre los biólogos marinos por el tema de las especies exóticas, criptogénicas o invasivas en las faunas costeras e insulares (Pérez *et al.* 1997, 2006a, 2007). Previamente en la literatura se había registrado información acerca de la presencia de moluscos de especies procedentes de las costas del Brasil, de la Patagonia, el mar Mediterráneo y de las costas Pacificas de Centro-América, formando parte de la fauna de la Plataforma de Margarita del nor-oriente de Venezuela (Macsotay & Campos-Villarroel 2001). La Familia Ostreidae Rafinesque, 1815, nunca ha sido estudiada de manera sistemática en Venezuela o en los países vecinos, Colombia o Trinidad. A pesar de ser una de las especies más buscadas para su consumo, no existía ningún estudio taxonómico de los mismos. Tello (1975) en el volumen VIII (moluscos) del catálogo de la fauna venezolana, señala seis especies de *Crassostrea,* entre vivientes y fósiles. De *Ostrea,* cita unos 80 taxones, cuya edad se extiende desde el Cretácico al Reciente. En su estudio sobre la taxonomía molecular comparando la *C. rhizophorae* y la *C. virginica* sobre muestras de Venezuela, Gutiérrez *et al.* (1989) se sorprenden de la gran semejanza de 1.6 loci por proteína en ambas. La explicación se halla en las localidades de recolecta: Ensenada Grande del Obispo y la laguna La Arestinga para *C. rhizophorae* y Caño Ajíes para *"C. virginica"*. En el segundo caso, se trataba solamente de *C. rhizophorae* ecofenotipo *guyanensis* el cual alcanza tamaños de hasta 100 mm de altura y más, debido a lo favorable del ambiente estuarino, lo que explica la "semejanza". Por ello, se ha decidido aprovechar la revisión de las Ostreidae (Familia Ostreidae: Clase Bivalvia), analizándose taxonómicamente las especies halladas, desde el punto de vista de su autoctonicidad.

La Superfamilia Ostreacea está constituída por un gran número de especies de ostras comestibles y no comestibles. Su distribución actual está limitada a una franja ancha de la costa y la plataforma epicontinental, en aguas dentro de la latitud 64° N y 44° S en ambas costas del continente Americano (Galtsoff 1964).

Las ostras comestibles de la Provincia del Caribe, se incluyen actualmente en los géneros *Crassostrea* Sacco, 1897, y *Saccostrea* Dollfus & Dautzenberg 1920, ambos géneros no-incubatorios de la subfamilia Ostreinae (Stenzel *in* Cox *et al.* 1971). Existe amplia bibliografía acerca de las Ostreacea en el Neógeno de la región anfiamericana, aunque se halle disperso entre otras familias de moluscos (Maury 1925, Weisbord 1964, Woodring 1982). Revisadas estas, se compararon todos los ejemplares de nuestras colecciones, tratando de adquirir criterios estadísticos válidos para las asignaciones genéricas y la separación de especies y subespecies de los morfotipos.

MATERIALES Y MÉTODOS

La recolecta de ejemplares vivientes de ostras u ostiones para este estudio, se realizó con equipo de buceo apnea, para poder laborar con más precisión debajo del agua. Se recolectaron en los manglares, desde el flanco abierto al mar, o dentro de los canales naturales internos. Se trató de desprender las colonias de ostiones vivos, lo más completos posibles, sin dañar las rizomas de los mangles. Se utilizó buceo autónomo para muestrear fondos más profundos, tratando de desprender las *C. rhizophorae praia,* de su substrato firme. Esta fue también la técnica de recuperación de los ejemplares de *Saccostrea palmula,* que prefieren un substrato de conchas muertas en su etapa adulta. Los ejemplares de *C. brasiliana*, requirieron del cuchillo de submarinismo, para desprenderlos de su substrato de cemento. En el laboratorio, se maceraron las conchas en agua dulce, hasta la descomposición completa de los tejidos orgánicos. Las valvas vacías se secaron al aire pero no al sol, y se etiquetaron para su fotografía con escala. Luego, se cerraron con tirro, para su resguardo.

Para este estudio, se dispuso de una colección de unas 480 valvas articuladas. Para la fauna fósil, se dispuso de unas 120 valvas articuladas y otras tantas, desarticuladas de las mismas localidades. El estudio se realizó utilizando la nomenclatura propuesta por Stenzel (1971) para la clasificación de los taxones de la Superfamilia Ostracea, hasta el nivel genérico y subgenérico. Este método utiliza los rasgos internos de ambas valvas, como la charnela, posición y anchura de los resilíferos, las huellas musculares aductoras y las de Quenstedt y su posición relativa; presencia y extensión de las chomata y la cavidad umbonal. El grosor de cada valva, así como las de sus resilíferos fueron considerados 'rasgos evolutivos' por Seilacher *et al.* (1984).

Para la definición de las especies vivientes, se han tomado en cuenta sus linajes ancestrales, así como sus migraciones con los cambios paleoceanográficos. Se han revisado las Ostracea desde el Mioceno medio hasta el Pleistoceno tardío (15 Ma-0,13 Ma). Las valvas se denominan izquierda (VI) y derecha (VD), en vez del inferior y superior, como en estudios anacrónicos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Localidades de recolecta de Ostreidae vivientes en Venezuela

Las localidades de recolecta se presentan de oeste al este, consideradas por estados. Se nombran las especies,

subespecies o morfotipos y las características resaltantes. Los epibiontes se consideran importantes.

Estado Zulia

Península de Castilletes, Guajira venezolana: *C. rhizophorae,* ecofenotipos *lacerata* y *guyanensis*, sobre mangle y *C. rhizophorae praia* sobre rocas. Epibiontes: serpúlidos.

Laguna de Cocinetas: *C. rhizophorae*, ecofenotipo *guyanensis*. Sin epibiontes.

Boca Cañonera: Estuario del Lago de Maracaibo. *Saccostrea palmula* sobre valvas desarticuladas de bivalvos, en fondos fangosos. Adultos y juveniles, muchos muertos por poliquetos espiónidos.

Caños Cojoro y Neima: *C. rhizophorae,* forma *lacerata*, adultos que alcanzaron 145 mm de altura, con abundantes tubos de poliquetos como epibiontes.

Estado Falcón

Manglares de Chichiriviche: *C. rhizophorae* forma *guyanensis*, más conchas juveniles que adultos, asociados a *Isognomon alatus.*

Bahía de Tucacas: *C. rhizophorae,* forma *guyanensis*, asociados a *Isognomn alatus* y *Ostrea lixula*.

Estado Carabobo

Bahía de Patanemo: *C. rhizophorae,* forma *guyanensis*, adultos con epibiontes de serpúlidos y balánidos.

Estado Aragua

Bahía de Cata: *C. rhizophorae praia,* adultos articulados recolectados en el acantilado submarino, en el flanco este de la bahía, entre 5 y 8 metros. Adheridos a esquistos y algas calcáreas.

Estado Nueva Esparta

Bahía de Juangriego: *Saccostrea* cf. *S. cuccullata,* adultos y juveniles capturados entre 9 y 11 metros de profundidad, entre rocas. Epibiontes de serpúlidos.

La Arestinga: Ostiones cultivados, *C. rhizophorae,* forma *lacerata*, alcanzando la altura máxima de 125 mm en la valva izquierda. Sin epibiontes, pero biohoradados por espiónidos.

Banco entre islas de Coche y Cubagua: *Saccostrea caraboboensis,* adultos y juveniles adheridos a corales muertos y rocas, entre 6 y 8 metros.

Estado Sucre

Salinas de Araya: *C. rhizophorae,* forma *guyanensis*, con serpúlidos como epibiontes. También *C. brasiliana*, adultos, con balanos como epibiontes.

Laguna de Chacopata: *C. rhizophorae, y C. brasiliana,* con abundantes adultos y juveniles adheridos entre sí. Adheridos se hallan juveniles de *S. palmata.* Tres VD y una VI de *C. corteziensis,* recolectados de los manglares.

Laguna Chica, Golfo de Cariaco: *C. rhizophorae* típicas y de la forma *guyanensis*. Entre los epibiontes, se hallan *Ostrea lixula* y *Ostea spreta,* mayormente juveniles y con balánidos de epibiontes.

Ensenada Grande del Obispo, Golfo de Cariaco: *C. rhizophorae*, adultos y juveniles de los manglares. *C. rhizophorae praia,* fijados sobre conchas sueltas y grava gruesa.

Ensenada de Los Botones, y La Cagalona: *C. rhizophorae,* ecofenotipos *guyanensis* y *lacerata*, con más adultos que juveniles. Epibiontes: algas calcáreas ramosas, balánidos y vermes espiónidos.

Ensenada El Brasil: *C. rhizophorae*, juveniles de forma *guyanensis*, con balánidos de epibiontes.

Ensenada Los Cachicatos: *C. rhizophorae,* forma típica, adultos y juveniles.

Caño Ajíes, Guariquén: *C. rhizophorae,* formas *guyanensis* y *lacerata*, fijados tanto sobre rizóforos, como sobre rocas.

Río San Juan: *C. paraibanensis,* adultos dragados en lodos de estuario, dragados río debajo de la población de Caripito.

Caño Angostura, Golfo de Paria: *C. rhizophorae,* de las formas *lacerata* y *guyanensis*, sobre rizóforos de mangles.

Estado Delta Amacuro

Pedernales, Caño Mánamo: *C. rhizophorae,* de los morfotipos *guyanensis* y *lacerata* sobre rizóforos de mangle, con epibiontes de balánidos y espiónidos.

San José de Amacuro: *C. gasar,* el cual ha sido recolectado de los manglares cercanos a esta población, sin conocerse el punto exacto, sin compartirlo con *C. rhizophorae.*

LISTA TAXONÓMICA

A continuación, se presenta la lista de las Ostreacea vivientes en el Mar Caribe y el Océano Atlántico occidental adyacente. La clasificación taxonómica es según Stenzel *en* Cox *et al*. (1971):

Superfamilia OSTREACEA Rafinesque 1822
Familia GRYPHAEIDAE Vyalov 1836
Subfamilia PYCNODONTINAE Stenzel 1971
Género *Hyotissa* Stenzel 1971

Hyotissa thomasi (McLean 1941)

Curazao, La Florida, Cartagena hasta el Golfo de Urabá, Colombia, probable presencia en Los Roques, Vene-

zuela. Euhalino, de 33 a 79 m de profundidad sobre sedimentos carbonáticos.

Familia OSTREIDAE Rafinesque 1815
Subfamilia OSTREINAE Rafinesque 1815
Género *Crassostrea* Sacco 1897

Crassostrea virginica (Gmelin 1791)
Tipo del género. Golfo de San Lorenzo, Canadá, hasta ambas costas de La Florida y el Golfo de México. Favorecido en estuarios, en agua salobres.

Crassostrea rhizophorae (Guilding 1828)
Antillas mayores y menores, América central desde Yucatán hasta Panamá, todo el norte de Suramérica, hasta el estado de Santa Catharina, Brasil. *C. rhizophorae rhizophorae,* el cual representa el 92% de la colecta estudiada, siendo el taxón de más difusión en las costas continentales de Venezuela, estando ausente de las islas alejadas de la costa. El stock de *C. rhizophorae sensu stricto* es autóctono en el Mar Caribe meridional, mientras que su subespecie *C. rhizophorae praia* es un invasor austral, que sobrevive en nuestra área gracias a las bajas temperaturas relacionadas a la surgencia marina. Es simpátrico, pero no comparte substrato con la especie nominal. *C. rhizophorae rhizophorae* se originó durante la época Pliocena, en respuesta a la salinización incipiente del Mar Caribe. En Venezuela, Colombia y Trinidad se cultiva para su explotación.

Crassostrea rhizophorae praia (Von Ihering 1907)
Desde Brasil, Santa Catharina, Uruguay y Argentina hasta Puerto Belgrano. Venezuela. De hábitat marino costero, sobre fondos duros.

Crassostrea brasiliana (Lamarck 1819)
C. brasiliana aparece durante el Plioceno tardío en las costas caribeñas de Costa Rica, y se halla viviente en Venezuela y Brasil. Puede considerarse una especie endémica, en áreas costeras de substrato duro. Forma el 2% de la recolecta.

Crassostrea paraibanensis (Singarajah 1980)
C. paraibanensis se originó en el Mioceno medio de Venezuela, donde persistió hasta la época Pliocena, restringiéndose en la fauna actual, a algunos estuarios cenagosos de Venezuela y Brasil. Descubierto por Singarajah (1980) en Brasil, este autor sugirió su afiliación con el grupo de *Crassostrea gryphoides*, fósil del área del Mediterráneo. *C. parahybanensis* es una especie paleoinvasora que evolucionó a neoendémica en Venezuela y Trinidad.

Crassostrea corteziensis (Hertlein 1951)
C. corteziensis es una especie muy escasa en Venezuela, de carácter holomarino, donde se asocia *más* a *C. brasiliana* y *Ostrea (Ostrea) lixula*. Siendo una especie viviente de la costa Pacífica de Centro-América desde la época Pliocena, pasó a ser **invasora** en el Caribe meridional, a finales de la época Pleistocena.

Crassostrea gasar (Adanson 1757)
C. gasar, es una especie de África occidental, descubierta recientemente como invasiva en Brasil y Surinam (Lapègue *et al*. 2002), donde comparte el hábitat salobre estuarino con *C. rhizophorae.* En Brasil, ambas son cultivadas y cosechadas.

Género *Saccostrea* Dollfus & Dautzenberg 1920

Saccostrea palmula (Carpenter 1857)
Especie conocida de la costa Pacífica de las Américas, desde la Baja California hasta las islas Galápagos, donde habita sobre raíces de mangle o rocas y arrecifes cerca de la línea de resaca. En Venezuela, en varios sectores de la costa meridional del Golfo de Venezuela.

Saccostrea caraboboensis (Weisbord 1964)
Plataforma de Margarita, Venezuela. Adherido sobre substrato duro, de preferencia calcáreo, entre 10 y 18 m de profundidad. Holomarino y solitario.

Saccostrea gibsonsmithi (Macsotay & Campos Villarroel 2001)
Plataforma de Margarita, área de la isla La Sola, fondo calcáreo. Holomarino y solitario.

Saccostrea cf. cuccullata (Born 1778)
Plataforma de Margarita, ensenada de La Guardia, siendo una especie invasiva, desde las costas de África sudoccidental.

Géneros incubatorios
Género *Ostrea* Linnaeus 1758

Ostrea cristata Born 1778 (=*O. equestris* Say 1846)
Golfo de México hasta La Florida, América Central y meridional, hasta el Golfo de San Matías, Argentina. Habita sobre substrato duro de toda clase, en aguas marinas someras (0,5 m hasta 20 m.). Tolera reducción de salinidad hasta 25 ppm.

Ostrea spreta d'Orbigny 1842

Venezuela, Brasil, Uruguay y Argentina hasta el Golfo de San Matías. Habita fondos arenosos y gravosos bien consolidados.

Ostrea puelchana d'Orbigny, 1842

Venezuela, Trinidad, costas del Brasil, hasta el Golfo de San Matías, Argentina. Habita sobre fondos de conchas, arena y grava, entre 3 y 40 m de profundidad; no tolera aguas salobres.

Ostrea stentina Payradeau 1828

Es una especie del Mediterráneo oriental.

Ostrea libella Weisbord 1964 y *Ostrea lixula* Weisbord 1964

Dos especies **endémicas** de Venezuela, discutidas en este estudio. Fueron descritas originalmente como parte de la fauna Pleistocénica de Venezuela.

Subfamilia LOPHINAE Vyalov 1936
Género *Dendostrea* Sowerby 1839

Dendostrea folium (Linnaeus 1758)

Ambas costas de la Florida y todo el Mar Caribe, hasta Taparica, Bahia, Brasil. De preferencia adherida sobre hidrozoarios u otro substrato duro, sobre bancos carbonáticos o alrededor de islas alejadas de las costas continentales.

ESPECIACIÓN EN EL GÉNERO *CRASSOSTREA* SACCO 1897

Antes del ordenamiento sistemático propuesto por Stenzel (1971), prevaleció una confusión entre las Ostracea en general, lo cual se refleja en los listados de sinonimias (Günter 1950, 1951, Ahmed 1975). Las diferencias entre las especies, subespecies y ecofenotipos, se entienden cuando se lee la explicación dada por Dall (1898: 675-676), al discutir las Ostreidae:

> "Las características de las conchas se deben al sitio de habitación. Cuando un ejemplar de *Crassostrea virginica* crece en aguas de baja energía, tiende a formas redondeadas o anchas. Cuando la misma crece en un canal de marea, o un fondo con corrientes fuertes, las valvas se forman axialmente alargadas, con tendencia a ser rectilíneas."

Además cuando un banco de ostras queda expuesto durante la marea baja, la valva izquierda tiende a hacerse más cóncava debido a la necesidad de retener mayor cantidad de agua durante el lapso de desecación. Cuando ejemplares vivientes de ostras se trasladan de un sitio a otro de características diferentes, dichos ejemplares cambiarán sus formas de crecimiento; siendo ésta una observación comprobada en numerosos criaderos de ostras de la costa oriental de Norte América. Citando a Dall (1898) "cuando los ejemplares crecen densamente agrupados en un banco de ostras, la forma adoptada para la sobrevivencia es la alargada, siendo el contorno más irregular, y más o menos comprimida lateralmente." Por otro lado, cuando el banco de ostras "queda expuesto durante la marea baja, la valva izquierda tiende a formarse más cóncava internamente, probablemente por la necesidad de retener más agua disponible durante el lapso de desecación". Cuando una ostra crece sobre sustrato de naturaleza dura (roca, cemento o una concha) en agua sin sedimentos en suspensión, se desarrolla la cavidad umbonal (Fig. 3-1 a 3) así como algunas costilletas radiales con la finalidad de reforzar la concha (Fig. 3-5, 6).

Sin embargo, si el crecimiento se da sobre un rizóforo de mangle, se manifiesta tendencia a extenderse lateralmente cerca de la charnela (gozne) (Figs. 2 y 3) para poder torcerse lo suficiente a fin de que el extremo distal quedase más alto que el resto de la concha, y por consiguiente, la cavidad umbonal se extienda más allá del borde de la charnela. Cuando la ostra (*C. virginica*) crece sobre una superficie aplanada, se forma una concha ovalada poco profunda, y sin concavidad bajo la charnela. Todo lo anteriormente señalado se ajusta a la *C. brasiliana* siendo posible que éste fuese el origen de dicha especie disponiendo de abundantes substratos duros con la emersión de los volcanes durante el Plioceno; cuando la especie divergió del stock de la *C. rhizophorae*.

Von Cosel (1986) investigando en la Ciénaga Grande, Santa Marta (Colombia) describe el reemplazo de los morfotipos de *C. rhizophorae*, habitantes en bancos estuarinos, por una población de ostras arbolícolas (forma *lacerata*) en un lapso de cuatro años, aclarando que no se trataba de un reemplazo de especies, sino de ecofenotipos de la misma especie. Woodring (1982) observó que los taxones *C. cahobasensis cahobasensis* (Pilsbry & Brown 1917) y *C. cahobasensis portoricana* (Hubbard 1920) pueden hallarse en las mismas formaciones de edad Miocena en Panamá, República Dominicana, Haití y Puerto Rico, pero nunca se les halla en la misma capa, por razones de facies.

Las Ostreidae del Mioceno europeo, que forman bancos *in situ*, se presentan bajo diversas tendencias, pero siempre dentro de unas características comunes: una extensión considerable del banco y un espesor regular a lo largo del mismo (Porta 1986/1987). N. Laurain (1980) demostró por métodos bioestadísticos que dos especies, *Crassostrea gryphoides*

(Schlotheim 1813) y *C. gingensis* (Schlotheim 1813), eran sólo ecofenotipos de la misma especie, el cual por prioridad, es la primera. Ésta es la especie que durante el Mioceno temprano migró hacia el oeste (Peraza & Macsotay 2011), invadiendo las costas atlánticas de América (Singarajah 1980) donde *C. virginica, C. brasiliana, C. paraybanensis* y *C. rhizophorae rhizophorae* son sus descendientes.

BIODIVERSIDAD DE OSTREIDAE

En la monografía sobre las Ostreidae vivientes de ambas costas de México se utilizó análisis "cluster" para la anatomía comparada de los taxones (Castillo Rodríguez & García Cubas 1986) se describieron nueve especies de la costa Pacífica y tres de la costa Caribeña. Se contaron 17 caracteres de las valvas y 30 rasgos anatómicos, fue muy útil para nuestro estudio. Se incluyeron fotografías de las valvas y dibujos de las vísceras de cada especie identificada. Previamente Keen (1960) de las costas Pacíficas de Centroamérica, describió siete especies, de los que tres corresponden a *Crassostrea,* y una respectivamente de *Hyotissa, Lopha, Ostrea* y *Saccostrea.*

La recopilación taxonómica de Harry (1981) citó la publicación de Singarajah (1980) en la cual se describen varias especies de los estuarios brasileños. A esto se le agrega la información sobre una especie de África occidental (*C. gasar*) que se reconoció en Brasil y Surinam, coexistiendo con *C. rhizophorae* (Lapègue *et al*. 2002).

Para la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe colombiano) Von Cosel (1986) señala *C. rhizophorae* y *Ostrea equestris.* De Puerto Rico, Panamá y la península de Yucatán, sólo se citaron *C. rhizophorae* y *Dendostrea folium* (Warmke & Abbott 1961, Olsson & McGinty 1958, Vokes & Vokes 1983). Esto nos sugiere que las costas de Venezuela presentan una biodiversidad comparativamente alta, con respecto a las regiones vecinas del Caribe. Esta biodiversidad es comparable a la de la costa Pacífica de las Américas. Se confirma que la costa venezolana es un área de refugio natural con especies relícticas, del Neógeno (Petuch 1982) y no sólo para los gasterópodos, sino para muchos bivalvos, como es la Familia Ostreidae.

En este estudio solo se discutirán las especies comestibles de los géneros *Crassostrea* y *Saccostrea* de la fauna viviente, y su ascendencia Neógena en el norte de Sur América, en la cual se demuestra una movilidad sorprendente en estos animales tan sedentarios.

Clase BIVALVIA
Orden PTERIOIDA
Superfamilia OSTRACEA
Familia OSTREIDAE

Género ***Crassostrea*** Sacco 1897
El tipo es *Ostrea* (*Crassostrea*) *virginica* (Gmelin 1791). Para más detalles, consultar a Stenzel (1971).

Diagnosis: concha pequeña a muy grande (hasta 60 cm de altura) de contorno muy variable, pero en la cual dominan las formas espatuladas alargadas, con márgenes anterior y posterior sub-paralelas. VI más cóncava, VD plana a convexo-cóncava; VI con cavidad umbonal. Carece de chomata. Huella muscular aductora cercana a la parte posterior de la concha, y más cercana al margen ventral que a la charnela. Formas delgadas espatuladas con el área ligamentaria de la VI más alta que los de la VD. VI con el resilífero cóncavo y la VD, convexo. Externamente con lamelas concéntricas irregulares (Stenzel 1971). Cretácico Temprano al Reciente. Cosmopolita. Euryhalino, pudiendo subsistir en salinidades bajas (17 g/L), así como en las elevadas (42 g/L).

Crassostrea virginica (Gmelin 1791)
Ostrea virginica Gmelin 1791: 3336.
Ostrea mauricensis Gabb 1860: 376, pl. 67, fig. 26.
Ostrea virginiana (Gmelin); Whitfield 1894: 27-28, pl. II, figs. 1-7.
Ostrea virginica Gmelin; Richardson & Harbison 1942: pl. 187, pl. 9, fig. 4.
Ostrea (Crassostrea) virginica (G.) McLean 1951: 24-25, pl. 4, fig. 5.
Crassostrea virginica (G.) Richards 1962: 55-56, pl. 4, figs. 5-7; Ward 1998: 79, pl. 10, figs. 1, 2, 5–8.
No *Ostrea virginica* Maury 1925: 232-233; F. Hodson, H. K. Hodson & G. D.
Harris 1927: 21-22; Weisbord 1964: 181-185, pl. 22, figs. 11, 12;
(=*Crassostrea rhizophorae* /Guilding 1828)
No *Crassostrea virginica* Gutiérrez, Coronado & Pérez 1989: 172, 174.
(=*Crassostrea rhizophorae* /Guilding 1828/).

Diagnosis: la del género. Es comparativamente más grande y más gruesa en ambas valvas, que *C. rhizophorae.* La charnela se distingue porque su resilífero central es solo levemente más ancho, que los de los bordes, por separado. El canal ligamentario es cóncavo en la VI y convexo en la VD. Sus huellas musculares aductoras son ovoideas, forman el 1/3 del ancho de la concha y de color pardo en las vivientes. El músculo de Quenstedt en posición anterior con respecto al resilífero.

Biocrón: se origina en la Formación Calvert (Delaware, EEUU) de edad Mioceno Temprano-Medio, y se halla en varias formaciones de la costa Este de los Estados Unidos,

durante el resto del Mioceno y Plioceno (Ward 1998). Pero donde adquiere máxima abundancia, es durante el Pleistoceno, cuando forma verdaderos bancos desde Massachusetts hasta La Florida, y hasta Texas en el Golfo de México. Los tamaños máximos se hallan en los sedimentos de los ciclos glaciales de Norteamérica. Durante el Mioceno Tardío, alcanzaron las costas de Puerto Rico y República Dominicana, pero no más al sur. Definitivamente, no la hemos identificado ni en Venezuela, ni en Trinidad. Ensayos de transplante de *C. virginica*, han resultado ser infructuosos (Vélez & Díaz 1988).

Crassostrea rhizophorae rhizophorae (Guilding 1828)
Figs. 1, 2, 3, 9-3 al 6

Ostrea rhizophorae Guilding, 1828: 542; Macsotay 1968: 58, 77; Macsotay 1975: 466, lám. 3, figs. 7, 8:

Ostrea (Crassostrea) rhizophorae G.; McLean 1951: 25, pl. 4 fig. 6; Weisbord 1964: 185-186, pl. 24, figs. 3, 4.

Crassostrea rhizophorae (G.); Warmke & Abbott 1961: 173, pl. 35-b; Martínez Escarbassier 1962: 6-7, figs. 1, 2; Macsotay 1982: 172-173, t. 3; Vokes & Vokes 1983: 38, pl. 37, fig. 9; Von Cosel 1986: 118-123, fig. 34; Lodeiros *et al*. 1999: 38, fig. 32; Macsotay & Campos 2001: 151; Lapègue *et al*. 2002: 233, 238, figs. 3, 4, tbl. 3.

Crassostrea guyanensis Ranson 1967; (*n. n.*) Altena 1971b: 36, pl. 3, figs. 1-4.

Crassostrea lacerata (Hanley 1846, *non* Goldfuss 1833); Altena 1971b: 36-37, fig. 10, lám. 2, fig. 5; Macsotay & Caraballo 1976: 35, lám. 7, figs. 6, 10.

Ostrea parasitica Linnaeus; Liddle 1946: 532; Ginés 1947: 282, fig. 285.

Ostrea virginica Gmelin; Hodson, Hodson & Harris 1927: 21, 22; Macsotay 1968: 77.

Ostrea sp.; Van Andel & Postma 1954: 203.

Crassostrea virginica (Gmelin); Lodeiros, Marín & Prieto 1999: 38-39, fig. 33; (*non* Gmelin 1791).

Diagnosis: de aspecto general semejante a *C. virginica* – el tipo del género – con su superficie externa lamelar irregular en ambas valvas, pero su concha es consistentemente más delgada en ambas valvas. Las valvas son asimétricas y desiguales. Su tamaño es consistentemente menor, variable entre 5 y 15 cm de altura. La superficie de fijación es variable, según el tipo de substrato, y la misma define los morfotipos de la especie, a semejanza de *C. virginica* (Figs. 2 a 4). En todo caso, su superficie de fijación es menor del 65%, lo cual lo distingue de *C. brasiliana.* La superficie de fijación, en la VI, suele presentar su equivalente xenomórfico en la VD (Figs. 9-3, 5), y no tiene que restringirse al área charnelar, como en *C. virginica.* La huella muscular aductora es de posición más posterior y más distal que *C. virginica;* su forma es semilunar y oblicua. La huella muscular de Quenstedt (Stenzel 1971) es más pequeña y se halla más cercana a la plataforma charnelar. El trazo braquial pulmonar es semejante, aunque más alejada de la huella muscular aductora.

Morfotipos o ecofenotipos: El adulto de *C. rhizophorae rhizophorae* se adhiere sobre cualquier substrato duro, con tal de hallarse expuesto a la corriente que le aporta nutrientes. Su preferencia son los rizóforos de mangle. El carácter del substrato le confiere la morfología polimórfica. Reconocemos en Venezuela:

La forma típica, oblongo-oval, de resilífero ancho, propia de manglares marinos o con aguas poco salobres (Figs. 1-1 al 10; 2- 1, 2). Cavidad umbonal reducida, por habitar por debajo de la línea de marea baja.

La forma *guyanensis*, ovoideo más alargado axialmente, con cavidad umbonal importante, por habitar entre las líneas de marea alta y baja. Propia de ambiente estuarino, como el Golfo de Paria o la Bahía del Tablazo (Figs. 2- 3, 4, 5; Figs. 3- 1, 4).

La forma *lacerata*, alargada, de flancos subparalelos, cuyo resilífero es más ancho que las otras tres formas. Esta es la única cuya VD desarrolla costilletas radiales (Figs. 3- 2, 3, 5, 6). Cavidad umbonal profunda y estrecha.

Según Lapègue *et al*. (2002: fig. 3) el árbol filogenético de *C. virginica y C. rhizophorae* sugieren sólo 3,5% de divergencia de nucleótidos, lo que sugiere una relación más cercana que la de *C. rhizophorae* con *C. gasar.* En las extensas costas de Brasil y las Guyanas, *C. rhizophorae* y *C. gasar* han sido confundidas, y consideradas como una especie única. Sin embargo, la divergencia de nucleótidos es del 11%, cifra muy alta, cuando se compara a la divergencia de 5% entre *C. gigas* (Aleutianas) y *C. ariakensis* (Japón) (Lapègue *et al*. 2002).

Distribución: *C. rhizophorae* es la especie más común del género en el Océano Atlántico tropical, extendido desde el extremo sur de la Florida, hasta Brasil (Orton 1928, Littlewood 1991). En el Mar Caribe se halla viviente desde Cancún (Yucatán) México, hasta la isla de Trinidad (Vokes & Vokes 1984, Castillo Rodríguez & García Cubas 1986, Von Cosel 1986). Nuestra recolecta demuestra su presencia en casi todas las localidades costeras y estuarinas de Venezuela, incluyendo la isla de Margarita, pero no se halla en las islas alejadas de la costa.

Biocrón: *C. rhizophorae rhizophorae*, en la Cuenca de Falcón, se origina en la localidad F-1338, de la Formación La Vela superior, zona de *Turritella cartagenensis*, piso Gelasiense del Pleistoceno "nuevo" (Peraza 2004). En la cuenca de Tuy-Cariaco, se origina en la Formación Aramina, de la misma edad, pero es más frecuente en horizontes más altos del Pleistoceno.

Distribución exótica: se cultiva extensamente en las Antillas Mayores, y ha sido introducida hasta la Nueva Guinea (FAO 1999) con fines de explotación comercial.

Hábitat: Nuestra recolecta revela lo siguiente: *C. rhizophorae rhizophorae* es una especie eurihalina, pero adquiere su crecimiento completo y desarrollo óptimo en áreas estuarinas, como los caños septentrionales del Delta del Orinoco, donde desarrolla el ecofenotipo *guyanensis*, erróneamente llamado *C. virginica* (auctt.). En los ambientes donde hay lagunas con el substrato apropiado, pero con ausencia de una fuente fluvial, se presentan los morfotipos *guyanensis* y *lacerata*, tal como sucede en las lagunas de Chacopata y La Arestinga. La última, parece estar relacionada al bajo tenor de calcio en el leptopel de las aguas estuarinas: la delgadez de la concha, que es reforzada con costilletas en posición radial (Figs. 3-6).

Crassstrea rhizophorae praia (Von Ihering 1907)
Figs. 7- 1 al 12; 10- 3, 9; 11- 1, 2

Ostrea parasitica praia Von Ihering 1907: 436.

Crassostrea rhizophorae praia (Von Ihering 1907); Camacho 1962: 70, lám. 10, figs. 8a, 8b; Carvalho Rios 1970: 171.

Ostrea cf. *virginica* (G.); Maloney & Macsotay 1968: 276, t. II.

Ostrea virginica sucrensis Macsotay 1965: 43, *nomen nudum.*

Crassostea cf. *virginica* (G.); Jung 1969-a: 349, pl. 21, fig. 7.

Diagnosis: concha moderadamente gruesa, alargada, con dilatación a lo largo de su margen distal. Fijo por la VI aún en la edad madura, con 5-8 costillas radiales estrechas en su mitad distal, y lamelas concéntricas. La VI es cóncava y más alta que la VD, aplanada y lisa. La charnela de *C. rhizophorae praia* es de resilífero recto u prosogirado; la cavidad umbonal es poco profunda (Figs. 5-5, 6).

La huella muscular aductora es axialmente alargada, en forma de anzuelo; la huella muscular de Quenstedt es céntrica, y cerca del resilífero. Atribuido por la mayoría de los autores como subespecie de *C. rhizophorae,* por sus caracteres internos, es más cercana a *C. patagonica* (d'Orbigny) (Figs. 6-1, 2 y 3). El trazo braquial-pulmonar no se ha observado.

Biotopo: *C. rhizophorae praia* es una forma "más grande y más sólida que *C. rhizophorae rhizophorae* que se adhiere a las rocas por una pequeña parte de su VI", y el cual habita las costas arenosas y rocosas de Argentina (Parodiz 1948), en donde no existen manglares por razones climáticas. Aunque suele fijarse sobre substrato duro, inclusive conchas de otras ostras, la *praia* es un animal solitario, no gregario como *C. rhizophorae.* Según Figueiras & Sicardi (1968, pp. 272, pl. 2, fig. 34) este taxón adquiere su máxima abundancia en individuos en la parte meridional (austral) de su área de distribución. Lo cual demuestra su afinidad a las temperaturas bajas.

Distribución geográfica: desde Brasil meridional (Santa Catarina) y el Uruguay, hasta Puerto Belgrano, Argentina (Figueiras & Sicardi 1968). En Venezuela, hemos hallado pequeños grupos de individuos anclados entre rocas en La Salina, Puerto La Cruz, Bahía de Cata, y Farallón Centinela. En Boca de Güeque, viviente en aguas marinas lodosas, adheridos a cascajo y rocas. Su presencia se atribuye a las aguas marinas de surgencia que afectan las costas venezolanas, y que contribuyen a la supervivencia de faunas relícticas. No se ha citado ni del Brasil, ni de las Guayanas.

Biocrón: en Venezuela y Trinidad, ésta subespecie tiene su origen durante el Plioceno Tardío (Piacenziense): en las Formaciones Aramina, Coche, La Vela, y el miembro Courbaril de la Formación Morne L'Enfer de Trinidad (Macsotay 2005). Durante el Pleistoceno se torna más abundante, en las Formaciones Caigüire, Cumaná y Rio Salado. Jung (1969a) la describió de las areniscas de Matura, de la Fomación Talparo de Trinidad. En Argentina, abunda en el piso Pampeano (Belgranenese, Pleistoceno) y en el post-Pampeano (Querandino, Holoceno). Se plantea así la posibilidad de que la *praia* se haya originado en la Provincia Gatúnica del Caribe, para luego migrar hacia el sur, durante las glaciaciones del Cuaternario.

Crassostrea brasiliana (Lamarck 1819)
Figs. 4-1 al 6; 5-1 al 6

Ostrea braziliana Lamarck 1819: 202; Deshayes 1836: 223.

Crassostrea brasiliana (Lamarck); Singarajah, 1980: 835, fig. 4; Ranson 1967: 189; Lapègue *et al*. 2002: 233, 238.

Diagnosis original: "Shell delicate, oval, dilated, fulvous white, subradiate; transverse striations extremely fine. Small size, superior valve slightly convex. Habitat: the coast of Brazil." La mayoría de los autores incluyeron esta especie en la sinonimia de *C. rhizophorae* (Von Ihering 1907, McLean 1941, Weisbord 1964, Fairbridge 1976, Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986; Rios 1994).

Diagnosis: Singarajah (1980: 835) revisó la especie, describiendo e ilustrando el holotipo de *C. brasiliana* (L.), depositado en el Museo de Historia Natural de París, Francia. Consiste de una VI, de 43 × 29 mm de tamaño, donde se observa claramente el resilífero, tres veces más ancho que alto, y sin cavidad subumbonal en absoluto. En la cara interior de la VI, se hallan adheridos dos ejemplares de la misma especie, uno, de 22 × 18 mm, y el otro, de 17 × 16 mm, juveniles de la misma especie. Sus respectivas VD son

delgadas y aplanadas, encajando bien en sus VI. En las VI, el resilífero es ortogirado, y con surco resiliar estrecho y profundo, difiriendo de *C. rhizphorae rhizophorae,* el cual es alto y estrecho. La VD tiene el resilífero de la misma forma, pero más pequeño. La huella muscular aductora es reniforme o redondeada, de tonalidades púrpura. La superficie externa de las VD, es relativamente lisa, debido a leve desgaste, con líneas de crecimiento apenas perceptibles. Unos 20 balánidos juveniles se hallan adheridos a la superficie expuesta del holotipo (Fig. 4-3). Los 16 ejemplares articulados de los que disponemos, corresponden muy bien a la descripción previa de Singarajah (1980), con la diferencia que el mayor de nuestros ejemplares (Fig. 4-1) mide 90 mm de alto, el doble del holotipo. El interior de nuestras VI presentan huella muscular aductora reniforme, en posición central-posterior. La huella muscular de Quenstedt es central, situada justo debajo del resilífero. La VI es aplanada, con la irregularidad de haber crecido sobre balánidos juveniles. El área de fijación varía de 50 a 90%, definitivamente mayor que *C. rhizophorae rhizophorae*, y es notable la simetría bilateral que conservan tanto las formas redondas como las axialmente alargadas. La VD exhibe láminas de crecimiento, que desarrollan escamas foliares. Las VD son más convexas que las VI y son ellas las que alojan la mayor parte de las vísceras del animal viviente. La mayoría de las conchas presentan pliegues moderados en las márgenes, que afectan ambas valvas. No se observan chomata. La VD externamente es de color pardo, mientras que el interior es blanco opaco en ambas valvas. En tres ejemplares se nota algo de coloración púrpura en la inserción de la huella muscular aductora.

Singarajah (1980) sugiere semejanza entre *C. brasiliana* y su nueva especie, *C. paraibanensis,* siendo ambas simpátricas en las costas del Brasil. Un examen de los detalles de la charnela, la simetría y la forma del resilífero, apoyan esta hipótesis. La notable semejanza en forma y grosor relativo de ambas valvas, también sugiere que *C. brasiliana* evolucionó del clado de *C. paraibanensis*, el cual se halla presente en la Provincia Gatúnica (Landau *et al*. 2008) al menos a partir del Mioceno Medio. Asher (1989) comprobó grandes diferencias en la rata de crecimiento y de morfología de larvas entre *C. rhizophorae* y *C. brasiliana.* Un estudio de las alozimas de ambas especies, demostró la clara diferencia (Ignacio *et al.* 2000) entre las mismas.

Hábitat: *C. brasiliana* habita en estuarios y lagunas entre las líneas de marea alta y baja, con amplia distribución (Sigarajah 1980). Su superficie de fijación es de rocas duras, muelles y muros de cemento, donde prolifera en aguas de salinidad elevada. Los 16 ejemplares adultos vivientes fueron recolectados de las Salinas de Araya, donde se hallan en aguas de salinidad mayor que la de las aguas marinas circundantes. Al igual que en Brasil los epibiontes detectados son balánidos juveniles además de algas calcáreas incrustantes. No se observaron ni poliquetos ni espiónidos.

Distribución: *C. brasiliana* es propia de la costa caribeña de Suramérica y Brasil (Littlewood 1991) y sólo es parcialmente simpátrica con la distribución de *C. rhizophorae rhizophorae.* Este autor menciona La Guajira y la isla de Trinidad, como localidades de recolecta. Ranson (1967) la cita con frecuencia de las costas de Brasil, desde su estación 58, de latitud 12° S, hasta la no. 148, bahía de Zimbros, de latitud 24° S. En Brasil, esta especie ha sido objeto de cultivo por más de un siglo, aunque las cifras del material extraído, se hayan mezclado con las de *C. rhizophorae rhizophorae,* por falta de estudios taxonómicos. Esta distribución, excluye el área influenciada por la descarga de agua dulce del río Amazonas; las aguas de ésta son transportadas hacia el NW por la corriente de Las Guayanas. Sin embargo, la presencia de *C. brasiliana* en la sub-provincia de Colombia-Venezuela-Trinidad (Landau *et al*. 2008) sugiere que esta especie ya estaba establecida antes de formarse la desembocadura del río Amazonas durante el Mioceno Tardío. Müller-Karger & Varela (1988), mediante el estudio de pigmentos de fitoplancton por sensores remotos (CZCS) en aguas superficiales del Caribe oriental demostraron la actividad estacional de la corriente de las Guyanas. Su ruta de migración debía ser anterior o simultánea con el inicio del flujo del Río Amazonas. Su presencia en la Formación Socorro, del Mioceno tardío, de la Serranía de Falcón, en horizontes con fauna de alta salinidad, sugieren que ésta especie se originó en el Caribe meridional, y logró migrar hacia las costas brasileñas. No a la inversa, como se sugirió, y evolucionó del stock de *Crassostrea trigonalis* (Conrad), el cual descendía de la *C. gryphoides* (Schlotheim).

Crassostea paraibanensis Singarajah 1980
Figs. 13-1 al 12; 15

Ostrea puelchana Maury 1912: 40, pl. 5, figs. 3-5, 9, 10; Maury 1925: 79-80, pls. 10, 11 & 12 (*non* d'Orbigny, 1842).

Crassostea paraibanensis Singarajah 1980: 837-846, figs. 2, 3; Harry 1981: 44.

Ostrea crassissima d'Orbigny var.; Macsotay *en* Vignali 1965: 29.

Diagnosis: concha grande, variable en contorno: ejemplares adultos de 2-4 años, alcanzan 160–250 mm de altura. Son axialmente alargados, con margen ventral muy amplio, no ondulado, bastante liso, delgado y algo frágil. Ambas valvas son muy gruesas, y resistentes en toda su extensión. En condición fresca, las valvas son de color pardo pálido cerca del umbo, y pasan gradualmente a gris oscuro hacia el área ventral. Las valvas son asimétricas y

desiguales; la VD es de menor tamaño, ajustándose bien a su correspondiente VI. La VI es mayor, y profundamente cóncavo, con umbo ortogirado, fuerte y con un resilífero bien pronunciado. VD plana o relativamente somera, a excepción de una pequeña depresión en la superficie interna que probablemente acomoda la cámara promyal y el diverticulum digestivo. El umbo es reducido, y curvado hacia atrás de la valva. Externamente presenta anillos lamelados, excéntricos, muy delgados y densamente agrupados, extendiéndose a partir del extremo umbonal. Las valvas de los juveniles (menos de 2 años de edad) poseen conchas casi redondas o solo levemente alargadas.

La superficie interna de las valvas es lisa, blanca y de brillo vítreo a excepción de la huella muscular aductora. Charnela edéntula, sin chomata alguno. El ligamento es dorsal, de color gris oscuro de color gris oscuro, cubriendo el resilium y la tensila. El resilium se extiende casi dentro de la cavidad corporal, de manera que al abrir las valvas, el resilium cabe dentro del resilífero del umbo de la VI. Una extensa descripción de la anatomía, fisiología y el comportamiento de la descripción de Singarajah (*op. cit.*) no se incluyen aquí.

Dimensiones: el holotipo, depositado en el Natural History Museum de Londres (NHMUK 1978114) mide 106 × 96 × 72 mm y pesa en seco 1,005 g. El paratipo NHMUK 1978115 mide 210 × 110 × 70 mm y pesa 958 g. Otro paratipo, depositado en el Museo Nacional de Rio de Janeiro (MNRJ 3815) mide 250 × 110 × 90 mm, pesando 1,108 g.

Hábitat: estuario del río Paraiba, sobre la costa Atlántica del Brasil, a 7º S del ecuador. Los tipos proceden de las lagunas de cultivo de Salinas y Livramento, cuyos parámetros ambientales son: las temperaturas medias anuales para las dos lagunas, son: 27,8° y 28° C, respectivamente. El rango de salinidad en ambos sitios fue de 5.20 a 22.60 partes por mil (promedio 18.2°) y 2,50 a 22,40 (promedio 16,8) partes por mil. El sedimento suspendido total varía también considerablemente, entre 2 mg/L y 118.2 mg/L. Los vientos alisios fuertes unidos a corrientes de mareas, especialmente durante la estación lluviosa, contribuyen mayormente a la turbidez del agua. Medidas de transparencia, utilizando el disco Secchi en los dos sitios, variaron de 0,32 a 0,40 m, y 0,30 a 0,40 m respectivamente. El pH fue registrado sólo en la superficie de las dos lagunas y varió entre 6,40 y 7,80, valores relativamente bajos, que pueden correlacionarse con la turbidez, la presencia de sapropel, así como la intensa radiación solar. La concentración de oxígeno disuelto, por el método Winkler, varió de 3,21 a 6,25 y 2,12 a 5,52 mL/L, respectivamente. La concentración de oxígeno en general era baja, especialmente durante la marea baja. Además de las ostras, estos estuarios producen gran variedad de peces comestibles, como *Mugil brasiliensis*, camarones y cangrejos.

Hábitat en Venezuela: esta especie se ha hallado en dragados del río San Juan, estado Monagas, entre el terminal de Caripito y La Cruz, donde el lodo hidroplástico llamado "fluff" sustenta valvas articuladas adultas de hasta 180 mm de altura. Los ejemplares recogidos estaban muertos, pero las valvas seguían unidos por el ligamento (Marcucci 2000). El río San Juan es un estuario de llanura costera, formado por la inmersión de un valle fluvial del Pleistoceno, debido al aumento del nivel del mar a partir del inicio del Holoceno (Pritchard 1967). Este estuario, de rasgos mesotidales a macrotidales, con ausencia de estratificación vertical de densidades en la columna de agua, se asemeja a las lagunas del río Paraiba.

Biocron: Maury (1912, 1925) describió bajo el nombre de *Ostrea puelchana* unos ostreidos fósiles que en la isla de Trinidad son muy abundantes, en lo que hoy se llama Formaciones Erin, del piso Gelasiense, y Talparo del Calabriense (Macsotay 2005). Según Maury (*op. cit.*) "La valva convexa (VI) usualmente muestra su área de adherencia en la región umbonal; en consecuencia, en los ejemplares seniles, esta área se torna muy gruesa, convexa. La superficie externa de la VI está marcada por numerosas lamelas de crecimiento irregulares; los de la VD son más lisas y regulares." El umbo es frecuentemente extendido y saliente, y la huella muscular aductora es distal, como en *C. paraibanensis*. La altura de las conchas de Trinidad, alcanza los 115 mm.

En Venezuela, se recolectaron en la Formación La Tejita, del Mioceno Tardío (península de Araya, localidades MO-170, 171). En la base de la Formación Aramina (177, 463)-Zancliense, y en su tope, donde forma todo un banco de 1 m de espesor (181, Fig. 15) de edad Gelasiense, Pleistoceno. Las conchas recolectadas en ésta última localidad, llegan a medir 260 mm y más de altura, a la semejanza de los estudiados en Brasil. En Araya occidental, se asocian a horizontes de rizoconcreciones de manglar (Figs. 15 y 16). En cambio, en la Formación Aramina del Bajo Tuy, los lentes con *C. paraibanensis*, preceden a la instalación de capas con *Larkinia grandis patricia*, que aquí marcan la hipersalinización de la cuenca en emersión.

En resumen, *C. paraibanensis* existe en el área del Caribe meridional, desde el Mioceno Tardío, abundó durante el Plioceno, para ser luego desplazado por el invasor *C. patagonica* del piso Calabriense del Pleistoceno. *C. paraibanensis* representa un stock de *Crassostrea* originados del Mar de Para-Tethys, de donde migraron hacia las Antillas menores y Brasil, antes de la irrupción del río Amazonas a finales del Mioceno medio. Allí sobreviven en los estuarios de ríos antiguos, a salvo de los sedimentos arcillosos del río

Amazonas. *C. paraibanensis* representa los sobrevivientes de *C. gryphoides* que invadieron el Atlántico occidental durante el Mioceno temprano (Singarayah 1980: 846, Peraza & Macsotay 2011). Así, *C. paraibanensis* y *C. brasiliana*, conviven en los mismos estuarios: la primera habita fondos lodosos a profundidades de 2 a 3.5 m, mientras que *C. brasiliensis* se distribuye ampliamente entre las mareas baja y alta, sobre substratos duros. Son simpátricos, peo difieren en sus condiciones ecológicas.

Crassostrea corteziensis (Hertlein 1951)
Figs. 9-1, 2; 11-3, 4

Ostrea corteziensis Hertlein 1951: 68, pl. 24, figs. 1-2; pl. 26, fig. 7; Keen 1960: 66, fig. 120.

Ostrea chilensis de otros autores, *non* Philippi 1845; Dall 1909: 148-149, pl. 26, fig. 1; Contreras 1932: 201, figs. 10-11.

Crassostrea corteziensis (Hertlein); Ramírez & Sevilla 1965: 32, 45, figs. 27, 39, 44, 46 y 50; Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986: 266-267, lám. 7, figs. a, b, c y d; Harry 1981: 42.

Ostrea virginica G. Hodson, Hodson & Harris 1927: 21-22; Van Benthem Jutting 1944: 77, 79; *non* Gmelin 1792.

Diagnosis: según Castillo-Rodríguez & García-Cubas (1986)

> "Conchas de formas variables desde suborbiculares (irregularmente redondeado) u oblonga hasta casi triangular, a menudo alrededor de los 75 mm de alto, pero pudiendo alcanzar aproximadamente 120 mm. Es comprimida y de concha delgada. Charnela opistogirada, el eje charnelar es casi perpendicular al eje axial. La charnela es triangular, relativamente pequeña, pero con área ligamentaria ancha. Umbo agudo, generalmente recurvado. VI profunda, en forma de copa, foliácea, regularmente fija por toda su superficie. VD más pequeña, comúnmente aplanada; parte externa próxima al umbo, con un número variable de costillas radiales, débiles y escamosas. Distalmente desarrolla foliaciones onduladas formadas como proyecciones de las laminaciones concéntricas.
>
> Carece de chomata; músculo aductor reniforme, en posición central-posterior en ambas valvas. Color externo púrpura oscuro, azul negruzco, verde amarillento o blanquecino rayado con púrpura. Interior de las valvas blanco con amplio reborde marginal coloreado de púrpura o verde oliva."

Material de Venezuela: en los ejemplares fósiles recolectados en la Formación El Manglillo de Amuay, Paraguaná, estado Falcón (Fig. 13-3), se observa una huella muscular de Quenstedt bien centrada, a 1/3 de distancia entre la charnela y la huella muscular aductora. En la concha recolectada en la laguna de Chacopata, esta huella esta tapada (Fig. 9-2), pero sugiere que *C. corteziensis* no pertenece al stock *C. virginica-C. rhizophorae,* del Océano Atlántico, sino a algún grupo no determinado del Océano Pacífico. Las valvas de Chacopata presentan bien desarrolladas las foliaciones onduladas, sin que se formen plicaciones comisurales. La cavidad sub-umbonal está bien desarrollada en el ejemplar de Chacopata, pero ya no se observa en el ejemplar senil de Paraguaná.

Hábitat: se encuentran principalmente en el nivel medio de las zonas de marea, adheridos a substratos duros como rocas, manglares, en fondos someros o directamente sobre el fango en las costas Pacificas de México (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986). Chacopata es una de las pocas lagunas costeras de Venezuela, donde en ausencia de arroyos, la masa de agua es holomarina, con tendencia a la hipersalinidad leve.

Distribución geográfica: desde Punta Peñasco, Golfo de California (México) hasta Perú (Keen 1960), siendo moderadamente común; por el contrario, en la costa Pacífica de Panamá es abundante. En el mar Caribe, ha sido citado en Sinamaica y Punta Caimán, del Golfo de Venezuela, como *Crassostrea* cf. *rhyzophorae* (*sic*) G. por Princz (1978b: 58). Su presencia en la laguna de Chacopata, es la primera identificación de esta especie en el mar Caribe.

Biocron: en Venezuela, se halla frecuente en los afloramientos de la Formación El Manglillo de Paraguaná, (localidad 1506 de Hodson *et al.* 1927) y en los afloramientos de la isla de Margarita y Macanao, de edad Pleistoceno Tardío. Frecuentes valvas mal preservadas se han recolectado en los afloramientos de la Formación La Eminencia (Macsotay & Cáceres 2005) en Punta Galera, Margarita, de edad Pleistoceno medio. En la costa Pacífica, se halla en las terrazas de Talara y Mancora del Pleistoceno Medio y Tardío en Perú (Dall 1909).

C. corteziensis es una especie típicamente Pacífica, cuyo biocrón parece coincidir en los dos océanos: Pacífico y Atlántico (Caribe). No se ha observado ninguna especie semejante en Venezuela o Trinidad en sedimentos de edad Neógena. La única explicación es la invasión durante los lapsos isotópicos interglaciales 11, 9 y 5, del Pleistoceno Medio y Tardío (Macsotay & Vivas 2010, fig. 5), desde el Pacífico hacia el Caribe meridional.

Crassostrea iridescens (Hanley 1854)
Figs. 10-1 a 2

Ostrea iridescens Hanley 1854: lám. 22, figs. 6-7; Keen 1960: 66, fig. 122; Olsson 1961: 174, pl. 22, fig. 7; pl. 23, figs. 2, 2a.

Crassostrea iridescens (Hanley 1854); Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986: 268-269, lám. 11, figs. a, b, c y d.

Ostrea virginica G. Hodson, Hodson & Harris 1927: 21-22; Van Benthem Jutting, 1944, p. 77 (*partim*, *non* Gmelin 1792).

Diagnosis: concha grande, pesada y gruesa, desde ovalado irregular, hasta casi rectangular. Los ejemplares adultos alcanzan 162 mm de altura, y 90 mm de ancho. La charnela opistogirada es casi recta, amplia y relativamente cuadrada, con área ligamentaria ancha y elevada; resilíferos alargados. El eje charnelar forma ángulo recto con el eje axial de la concha. VD es casi plana, ligeramente abovedada; la VI es poco profunda. La superficie externa es de textura subcórnea, de color púrpura o bronceado con láminas concéntricas finas cubiertas de estrías radiales más finas. Superficie interna de textura densa, coloración aporcelenada blanquecina, con un lustre iridiscente o metálico. La huella muscular aductora es grande, reniforme y de posición subcentral (Castillo-Rodríguez y García-Cubas 1986). La plataforma charnelar ancha y la forma rectangular de ambas valvas, son distintivas de la especie. En ambas márgenes, presenta catachomata en las VI y anachomata en la VD, escasas, pero de tamaños desusados en un Ostreidae.

Comparaciones: esta especie se distingue fácilmente por su gran tamaño, ausencia de costillas radiales y la existencia de chomata laterales a la charnela. Las chomata nos han sugerido relación con el Género *Saccostrea*, pero el formato de la charnela, la posición de las huellas musculares aductoras, así como la falta de pliegues comisurales, la incluyen en *Crassostrea* en la cual deben representar un stock particular del Océano Pacífico.

Hábitat: *C. iridescens* habita desde las costas de la Baja California (México) hasta el norte del Perú (Keen 1960), adherido a superficies rocosas expuestas al mar abierto. En México actualmente es un recurso ostrícola importante en la costa del Océano Pacífico, especialmente por el tamaño que alcanzan las valvas (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986). No se ha citado viviente en el Mar Caribe.

Biocrón: se hallan frecuentes valvas de hasta 180 mm de alto, en la Formación El Manglillo (Macsotay & Cáceres Hernández 2005) de las localidades de Amuay, Paraguaná, y en la península de Macanao. La edad de estas localidades es de 130 Ka, del Pleistoceno tardío (Macsotay & Moore 1975). En Venezuela, no se ha hallado viviente aún. Pero si la *C. corteziensis* llegó como invasivo, y subsistió, es probable que *C. iridescens* también lo hubiese logrado.

Crassostrea gasar (Adanson 1757)
Figs. 8-1 al 8

Ostrea gasar Adanson 1757. *Histoire Naturelle du Sénegal. Coquillages.*

Ostrea tulipa Lamarck 1817; Lamy 1929-1930. *Jour. Conchyl*. 73 (sér. 4, vol. 27), Nº 1.

Crassostrea gasar (Lamarck) Lapègue *et al*. 2002: 232-240, t. 1 a 4.

Diagnosis: concha grande, axialmente alargada, donde el eje charnelar forma un ángulo agudo con el eje axial. De forma subrectangular, de extremos ovalados, con lamelas de crecimiento irregulares pero poco prominentes en ambas valvas. Charnela opistogirada, resilífero alargado, y socavado en la VI y moderadamente prominente en la VD. Umbo curvado lateralmente. No hay chomata en las márgenes. La VI es cóncava con cavidad subumbonal poco profunda, cuyo músculo de Quenstedt es pequeño y está situado algo posterior al resilífero. La huella muscular aductora es reniforme, en posición distal y posterior. Exteriormente, se constata un área de fijación menor al 25% de su superficie, cuya respuesta xenomórfica se constata en la VD. VD menor y menos inflada que la VI, con huella muscular aductora de mayor tamaño que la contraparte, pero igualmente en posición distal y posterior.

Distribución: *C. gasar*, es especie endémica de la costa occidental de África, (entre Senegal y Nigeria) donde su potencial de producción en acuicultura ha sido estudiado (Marozowa *et al*. 1991). Recientemente se ha señalado su presencia de la Bahía de Cananeia y cerca de Salvador de Bahía (Brasil). En la Bahía de Paranaguá habitan solo sobre rocas, mientras que en Monte Sinery de la Guyana francesa, se colectaron de rizóforos de mangle (Lapègue *et al*. 2002) al igual que nuestros ejemplares de San José de Amacuro, de Venezuela. En la isla de Martinica (Antillas menores) se hallaron de nuevo sobre substratos rocosos. La identidad de los ejemplares americanos de *C. gasar* con los de África occidental, ha sido ampliamente demostrado por análisis de ADN mitocondrial y pruebas kariológicas. Lapègue *et al*. (2002) propusieron la migración por larvas desde África a la América del Sur, siguiendo los sistemas de corrientes superficiales conocidos como corriente de las Guyanas. Pero no pudieron justificar esta migración, ni su fecha.

Se propone aquí como oportunidad de migración, el descenso glacioeustático del nivel de mar, durante el Pleistoceno Medio y Tardío. El nivel oceánico experimentó cinco descensos globales del nivel del mar, en los últimos 500 Ka (Méndez Baamonde 1997c, fig. 9) o sea, el Pleistoceno medio a tardío. La mayoría de estos descensos, hasta los 120 metros debajo del nivel actual, expusieron amplias

plataformas continentales e insulares. Las islas meso-oceánicas del Océano Atlántico no fueron la excepción, y algunas especies con vida larval larga, pudieron hacer al viaje, como veremos más adelante con las *Saccostrea*.

Comparaciones: *C. gasar* presenta cierta semejanza con la *C. rhizophorae rhizophorae,* morfotipo *guyanensis* (Fig. 2-5) pero la platafoma charnelar ancha que forma un ángulo agudo con el eje axial y el resilífero opistogirado la distinguen claramente. La concha en sí, es consistentemente más gruesa, en ambas valvas, aunque nunca tanto como en *C. paraibanensis.* También posee semejanza superficial con la forma *lacerata* (Figs. 3-3 y 3-5) que presentan formas subrectangulares, pero la concha es aún más delgada y la huella muscular aductora es distal, y no central-posterior, además de que nunca desarrolla costilletas radiales en la VI. Su forma subrectangular y escultura lamelar, la distinguen fácilmente de *C. brasiliana;* el espesor constante de sus valvas la distingue de *C. paraibanensis. C. gasar* está documentada de sedimentos del Mioceno Medio y Tardío de Francia, de donde migró hacia las costas de África occidental en tiempos Plio-Pleistocenos. La paleontología documenta así dos vías migratorias del género *Crassostrea:* la Indo-Pacifica de *C. gryphoides*, que llegó a las costas americanas durante el Mioceno Temprano (Figs. 17 y 18), y la *C. gasar*, cuya llegada a las costas americanas es Pleistocena.

CRASSOSTREA MARCADORA DE LA GLACIACIÓN AUSTRAL

El paleontólogo Alcide d'Orbigny en su viaje alrededor el mundo a bordo de la goleta "Astrolabe" (1838) observó un banco de ostras de gran tamaño, de decenas de km de extensión a lo largo de las costas de Argentina. La denominó *Ostrea patagonica*, y la consideró como marcadora de las glaciaciones del Período Cuaternario. Esta observación fue confirmada por estudios posteriores, en Argentina y Uruguay. La sorpresa fue el identificar esta especie, como fósil en los sedimentos Pleistocenos de Venezuela. La citamos como material de comparación con las *Crassostrea* que se estudian aquí.

Crassostrea patagonica (d'Orbigny 1842)
Figs. 6-1, 2, 3

Ostrea patagonica d'Orbigny 1842: 133, pl. 7, figs. 14-16; Ortmann 1897: 356, pl. 11, fig. 4; 1902: 110, pl. 20, figs. 1a-d; Camacho 1966: 68, lám. 10, figs. 5a, 5b.

Ostrea virginica G. var. a; Díaz de Gamero 1968: 35, pl. 2, fig. 6; pl. 3, fig. 1.

Crassostrea patagonica (d'Orbigny); Macsotay 2005: 89; Macsotay & Cáceres 2005: 95; Peraza & Macsotay 2011: 2, figs. 2-2a, 2b, 2c.

Diagnosis: VI grande, pesada, gruesa, axialmente elongada, externamente subconvexa a aplanada. Umbo grande, con cavidad subumbonal grande y moderada; resilífero generalmente opistogirado, ancho. La huella muscular aductora en forma de lágrima, con tendencia a elongarse axialmente (Fig. 6-1) en posición postero-distal. Huella de inserción del músculo de Quenstedt, pequeño e inmediatamente debajo del resilífero. La superficie de adhesión (Fig. 6-2) no se restringe al área de la charnela, sino que se extiende hasta 1/3 de la valva, mostrando contacto con otra valva de *Crassostrea patagonica.* La VD es más corta, aplanada-cóncava, de resilífero más corto. La ornamentación externa es de lamelas concéntricas gruesas (Fig. 6-3). Ambas valvas son de grosor semejante, el cual solo disminuye gradualmente hacia el extremo distal. Esta es su diferencia con la *C. paraibanensis,* la cual adquiere su grosor máximo hacia el área umbonal.

Dimensiones: El ejemplar completo más grande de la Formación El Veral, medía, de alto: 313 mm, de ancho: 142 mm y 58 mm. La VI más grande de la Formación Aramina, de Araya, midió: de alto, 245 mm, de ancho, 105 mm y de semidiámetro 32 mm. La VI recolectada del tope de la Formación Cumaná (Figs. 6-1, 2, 3) mide, de alto, 220,5 mm, de ancho, 88,2 mm y de semidiámetro, 44,1 mm.

Biocrón: en Argentina, aparece en el piso Entrerriense, de edad Mioceno Tardío, pero forma sus mayores bancos durante el Pleistoceno. En Venezuela, *C. patagonica* se ha hallado hasta ahora en las Formaciones El Veral, Tucupido, San Gregorio y Araya, del piso Gelasiense, del Pleistoceno Temprano. En el área de Cumaná, en Aramina superior, Caigüire y Cumaná, del Pleistoceno Temprano a medio. En Trinidad, frecuenta la Formación Erin – Gelasiense– donde se asocia a *C. paraibanensis.* Deducimos su origen en relación a la Glaciación Antártica, y migración hacia el norte, con las corrientes frías llegando a Trinidad y Venezuela, justo con la llegada de la malacofauna criofílica, al área del Caribe meridional.

Biotopo: el rasgo más llamativo de los bancos de *C. patagonica* en Venezuela y Trinidad, es la ausencia casi total de epibiontes sobre las valvas. Si se tratara de aguas holomarinas, se tendría balánidos y algas calcáreas incrustantes, en especial en ambientes de alta energía, a juzgar por las localidades de recolecta. Las biohoradaciones que se observan sobre nuestras conchas de *C. patagonica,* son la de esponjas (*Clione* sp.) y vermes espiónidos, en ausencia total de algas calcáreas y de foraminíferos incrustantes. Por ello,

atribuimos el hábitat a extensas lagunas o ensenadas someras semicerradas, con aguas marinas frías, de baja energía y arcilla en suspensión. Es posible que estas ensenadas, estuvieran alimentadas por un río de flujo estacional. La especie se extingue durante el Pleistoceno Medio (piso Ioniense) cuando comienza el recalentamiento de las aguas marinas del Mar Caribe, con las etapas interglaciales.

Fauna asociada: el muestreo del banco de *Crassostrea patagonica* aportó como evidencia la presencia de gasterópodos pequeños, como única fauna asociada: *Tegula (Agathistoma) puntagrdana* Weisbord, *Calliostoma puntagordanum* Weisbord y *Nerita fulgurans* Gmelin, la única especie del género *Nerita* del Mar Caribe, que vive también en aguas de salinidad reducida, (hasta 28-32 ppm) según Von Cosel (1986).

Género ***Saccostrea*** Dollfus & Dautzenberg 1920

Propuesto como género para el taxón *Ostrea (Saccostrea) saccellus* Dujardin (1835: 272), el cual es sinónimo de la *Ostea cuccullata* Born (1778: 100).

Según Stenzel (1971) (1971: N1134-N1135, figs. Jl04, J105, J106) Concha pequeña, a tamaño medio, de contorno variable, incluyendo dos ecomorfos: 1) Ostreiforme, de contorno vertical-oval o espatulado, semejante a *Ostrea* (*Ostrea*) s.s.; 2) Rudistiforme, con VD operculiforme y VI cónico-delgado a tubular, con área ligamentaria alta y delgada.

Es un género incubatorio, con cavidad umbonal muy profunda, en general. Ambas valvas con chomata fuertes, que normalmente rodean la valva entera, interiormente. Una línea paleal de inserciones musculares conecta el musculo de Quenstedt con el aductor posterior. Difiere de *Crassostrea* en su cavidad umbonal más profunda, presencia de chomata fuertes, y una tendencia a desarrollar un área ligamentaria mas alargada. Su biocrón va del Mioceno Temprano al Reciente, y es de distribución circumglobal en climas tropicales. Los rudistifomes forman colonias en aguas marinas de baja energía, y proliferan en plataformas submarinas. Los ostreiformes habitan adheridos sobre rocas en acantilados de baja energía." Otra diferencia entre *Saccostrea* y *Crassostrea* consiste en que el primero se ve favorecido por aguas holomarinas, y no necesariamente estuarinas. Entre los caracteres distintivos en la VI de *Saccostrea* se halla la estructura almohadillada que refuerza la huella muscular aductora en su mitad distal; asimismo, el margen interior engrosado de toda la periferia, aparte del resilífero.

ESPECIACIÓN DEL GÉNERO *SACCOSTREA* DOLLFUS & DAUTZENBERG 1920

El género *Saccostrea* se origina durante el Mioceno Temprano en el Mar Para-Tethys (combinaba el actual Océano Indico con el Protomediterráneo) proliferando en la costa oriental de África y Madagascar, para posteriormente durante el Mioceno Medio invadir la costa occidental de África y el Mar Caribe. De carácter euhalino circumlocal en mares tropicales (Stenzel 1971) los representantes del género *Saccostrea* no habitan en ambientes estuarinos, tal como lo hacen las especies del Género *Crassostrea.* A Venezuela solo arribó el ecofenotipo ostreiforme *Saccostrea distans* (White 1887) (=*Ostrea insularis* Pilsbry & Brown 1917) a finales del Mioceno Temprano, que se extendió a República Dominicana, y Brasil. Para el Mioceno tardío, evoluciona *S. cujiensis* en la Formación Socorro, y de ésta evoluciona a *S. palmula* durante el Plioceno, que pasa a ser anfiamericana en el Pleistoceno. *S. cuccullata* es anfiamericana, pero su arribo al Caribe meridional, es del Holoceno.

Saccostrea palmula (Carpenter 1857)
Figs. 14-1 al 6, 10 al 12

Ostrea ¿? *conchaphila* var. *palmula* Carpenter 1857: 163, 550.

Ostrea palmula (Carpenter); Hertlein & Strong 1936: 55, pl. 1, fig. 14; Dall 1921: 18; Keen 1960: 66, 68, fig. 124.

Crassostrea palmula (Carpenter); Ramírez & Sevilla 1965: 1-36, 8 figs.; Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986: 269-270, lám. 13, figs. a, b, y d.

Ostrea democraciana chiriguarana F. Hodson 1927: 20, pl. 10, fig. 5; pl. 11, figs. 1, 2, 3; Vignali 1965: 33.

Ostrea (Ostrea) pannucea Weisbord 1964: 177-178, pl. 22, figs. 1, 2.

Crassostrea rhizophorae (G.); Bitter 2003: 87, fig. (*non* Guilding, 1828)

Diagnosis: es una de las especies más variables de Ostreidae de la Povincia Panámica, donde la VD varía de convexa a cóncava y la VI es cóncava, en forma de copa. Su contorno es semilunar-trigonal, equivalva pero no equilateral. Umbo y área ligamentaria opistogirados, charnela más o menos amplia, área ligamentaria pequeña, con el resilífero a menudo inclinado hacia atrás. La inserción del músculo aductor es reniforme a semicircular, ubicada en el área postero-distal y de coloración azul violeta o verde-amarillento. Presenta chomata en el 1/3 proximal a la plataforma charnelar (Figs. 14-2, 14-5), en nuestros ejemplares del estuario del Lago de Maracaibo. Los ejemplares ilustrados de San Blas, Nayarit, México, se observan numerosas chomata más pequeñas y dispersas en la mayor parte de las márgenes (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986, lám. 13-c y 13-d). En el ejemplar de Panamá, casi no se observan chomata (Keen 1960, fig. 124). *C. pannucea* Weisbord, es un ejemplar juvenil de *S. palmula.* La superficie de la VD es casi lisa, con líneas de crecimiento lamelares

hacia las márgenes, con bordes ornados con 6 a 17 pliegues comisurales. Coloración externa varía de blanco ceniza a verde, con venas transversales violáceas. El tamaño promedio de doce ejemplares, varía de 50 a 75 mm de altura.

Comparaciones: *S. palmula* es fácilmente diferenciable de las otras especies de *Crassostrea* por sus pliegues comisurales y la presencia de chomata a lo largo del borde interno. La semejanza es mayor con *Ostrea* (*Ostrea*) *lixula* Weisbord, especie común en la Plataforma de Margarita (Figs. 12-6 al 9, 12-16) el cual también posee chomata en las valvas, pero sus umbos son opistogirados, y la huella muscular aductora es muy diferente.

Distribución geográfica: en la costa Pacífica desde Puget Sound (EEUU) y Baja California, hasta Ecuador y las islas Galápagos (Hertlein & Strong 1946, Olsson 1961). En Venezuela occidental, abunda en la Boca La Cañonera, Bahía de El Tablazo, estado Zulia, y alrededor del delta del Río Mitare, en el Golfo de Venezuela. En el oriente, se han hallado juveniles adheridos a algunas conchas de *Crassostrea,* en la Laguna de Chacopata.

Hábitat: *S. palmula* en la costa Pacífica, es relativamente abundante en las zonas supralitoral y mesolitoral superior, de áreas rocosas expuestas al oleaje. También penetra moderadamente en los esteros y áreas de manglar resistiendo aguas salobres (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986). También habita sobre arrecifes coralgales expuestos a la resaca, hasta los 7 m de profundidad (Olsson 1961). En Venezuela, en Boca La Cañonera, habita en aguas algo salobres, turbias, sobre fondo lodoso, donde las VI se fijan sobre las conchas desarticuladas de *Protothaca pectorina* (Lamarck 1818). En Punta Caimán, utiliza como superficie de fijación, conchas varias de moluscos, algunos hasta fósiles. Por su tamaño reducido y relativa escasez no tiene valor comercial (Castillo-Rodríguez & García-Cubas 1986). En Maracaibo, se le observó a la venta, con fines alimentarios, en el mercado de los Guajiros.

Biocrón: en Venezuela, se conoce desde el Pleistoceno Temprano (Gelasiense) en las Formaciones La Vela, Tucupido y de Mare (W-4, según Weisbord 1964) como *O. pannucea*. De la Formación "Barrigón" también del Pleistoceno Temprano se citó como *O. democraciana chiriguarana* (Vignali 1965). En la Formación El Manglillo, del Pleistoceno Tardío, es escasa, aunque de amplia dispersión. Es un taxón endémico.

Saccostrea caraboboensis (Weisbord 1964)
Figs. 12- 12, 13, 17

Ostrea (*Ostrea*) *caraboboensis* Weisbord 1964: 180-11, pl. 22, figs. 9, 10; pl. 23, figs. 11, 12.

Ostrea (?) *caraboboensis* Macsotay & Campos Villarroel 2001: 154.

Diagnosis: traducción de la descripción de la VI de las arcillas de Goaiguaza, Edo. Carabobo, por Weisbord (1964):

> "Concha pequeña a mediana, ovalada, arqueada, fija por su cara posterior, la cual está irregularmente aplanada. El ápex es alto, el umbo opistogirado, y la escultura externa consta de lamelas concéntricas y plicaciones radiales. Interiormente con catachomata pequeños, hasta la mitad distal. Huella muscular aductora grande, ovoidal y posterior. El resilífero es bajo, corto y ancho, cruzado por numerosas lamelas de crecimiento. El Holotipo mide, 21 mm de alto, 12,3 mm de ancho y 9,5 mm de semidiámetro."

La VD de los ejemplares vivientes, se describen así: "Plano-cóncava, ovoide, y de contorno triangular, siendo de menor tamaño que la VI correspondiente. Internamente presenta anachomata subrectangulares, extendidos en la mayor parte de su margen. Huella muscular aductora amplia, ovoidea, en posición postero-central. La escultura externa, semejante a la VI, de lamelas concéntricas y plicaciones radiales cortas." Esta descripción se realizó en base a tres ejemplares articulados y vivientes recolectados de la Ensenada de La Guardia, donde la VI más grande, medía 32 mm de alto.

Tres VI y dos VD recolectadas en la misma localidad en el Cerro Barrigón, Península de Araya (Fig. 12-12, 13) de época Calabriense del Pleistoceno Temprano, son los más antiguos que se conocen. Estos ejemplares son de contorno externo más irregular que los tipos de Goaiguaza, debido a su esfuerzo por fijarse a un substrato más expuesto a las corrientes fuertes. La VD es aplanada, de escultura semejante a las VVII, con charnela muy corta; la huella muscular aductora es muy amplia, en posición posterior. La VD mayor, medía de alto, 28,6 mm, de ancho, 24,3 mm, y de semidiámetro, 16,3 mm. Corresponden al miembro Barrigón de la Formación Cumaná.

Comparaciones: el taxón más semejante a *S. caraboboensis* es *S.* cf. *S. cuccullata* (Born) (Figs. 12-1, 12-5) en su aspecto externo y ornamentación. La VI es cóncava y carente de catachomata, pero presenta el engrosamiento típico de *Saccostrea.* La VI de *S. caraboboensis* es pleurotética y fuertemente opistogirada.

Biocrón: la originación es durante la época Calabriense, Pleistoceno temprano y persiste hasta el Holoceno, siempre en Venezuela. El holotipo fue descrito de las arcillas de Goaiguaza, actualmente incluidas en la Formación La Eminencia, del Pleistoceno medio. Forma parte de la fauna criofílica, que invadió el mar Caribe meridional, y subsiste en áreas donde las corrientes de surgencia, aportan aguas marinas de baja temperatura, en el oriente de Venezuela.

Distribución geográfica: Macsotay & Campos Villarroel (2001) la citan de las ensenada de Manzanillo, Margarita y frente a Chacopata, Estado Sucre. Ha sido sembrado por error en las gabarras de ostricultura en el Golfo de Cariaco.

Saccostrea* ¿? *gibsonsmithi
(Macsotay & Campos Villarroel 2001)
Lopha (¿) *gibsonsmithi* Macsotay & Campos Villarroel 2001: 154-155, lám. 26, figs. 1, 3, 5, 6.

Diagnosis: concha grande, pentagonal en contorno, inequivalvas e inequilaterales; opistogirados, con plataforma charnelar ancha y eje charnelar perpendicular al eje axial. Huella muscular aductora distal y posterior, (diferente de *S. palmula*, al que recuerda por su contono externo*)* además de carecer de chomata, y de poseer el músculo de Quenstedt. Esta especie, hallado hasta ahora sólo en el banco carbonático de La Sola (C-21), constituye un taxón enigmático el cual reúne caracteres externos de *Lopha* y *Crassostrea.* No se le conocen taxones que puedan relacionarse en el Plio-Pleistoceno del Mar Caribe meridional, ni en la costa pacífica de Centroamérica. Interiormente, se asemeja a *Saccostrea,* y en especial, a *S. palmula.* Habita aguas holomarinas.

Saccostrea* cf. *S. cuccullata (Born 1778)
Figs. 12-1 al 5

cf. *Ostrea cuccullata* Born 1778: 100; 1780: 114, pl. 6, figs. 11, 12; Nickles 1950: 182.

cf. *Saccostrea cuccullata* (Born); Stenzel 1971: N1134, figs. J105, J106; Rosewater 1975: 31, fig. 23.

Discusión: nuestros ejemplares coinciden con los ecomorfos ostreiformes de *S. cuccullata*, caracterizados por su área ligamentaria alta, con resilífero ancho, y huella muscular aductora redondeada, con cavidad subumbonal profunda. El margen de las conchas es ondulante, con la VD convexa u cóncava y la VI profundamente cóncava. Huella muscular aductora subcircular de mayor tamaño que en *S. cuccullata,* y que carece de chomata en el interior de las valvas.

Distribución: ensenada de La Guardia, al oeste de Juan Griego (D-18, Estado Nueva Esparta) entre 9 y 13 m de profundidad, atrapados en dos nasas. Seis ejemplares vivos, además de 8 valvas izquierdas desarticuladas, en aguas holomarinas. Dos ejemplares juveniles de Los Cachicatos, Golfo de Cariaco, adheridos a manglares.

Dimensiones: el ejemplar más grande, de *S.* cf. *S. cuccullata*, la VI mide, de alto, 44 mm, y su VD correspondiente, 39 mm.

Biocrón: *S. cuccullata*, el tipo del Género *Saccostrea*, se originó durante el Mioceno medio en Francia y España, y aún se halla viva en el Océano Indico, desde Australia a Madagascar, y las costas sudeste y oeste de África (Lapègue *et al*. 2002). Ésta es la primera cita de la especie de las costas americanas o del Caribe.

Saccostrea cujiensis (Hodson 1927)
Ostrea democraciana cujiensis Hodson 1927: 20-21, pl. 12, figs. 1-3; Tello 1975: 275.

Diagnosis: concha de contorno semilunar, ambas valvas aplanadas y muy delgadas. VI muy somera y ornada con plicaciones radiales poco prominentes. VD es aplanada o subconvexa, ornado solo con lamelas de crecimiento. VI con huella muscular aductora reniforme, en posición posterior y central. Opistogirado, interior con chomata solo en la porción 1/3 proximal de la charnela, semejante a *S. palmula,* con área de fijación semejante en la VI. Definitivamente es una *Saccostrea*, siendo la especie ancestral de ésta. No hay parentesco con *Ostrea democraciana democraciana,* especie que corresponde al género *Cubitostrea.*

Biocrón: originado durante el Mioceno medio, en la Formación Socorro de Falcón norcentral y en las capas de El Porvenir (Gibson Smith & Gibson Smith 1979) de la península de Paraguaná. Durante el Mioceno Tardío, frecuenta las Formaciones Caujarao y Urumaco, de la Serranía de Falcón. El holotipo procede de la localidad 1855, cerca de Cují, al sureste de Urumaco. Se asocia a malacofauna marina, altamente biodiversa. Se cita a esta especie extinta, porque es el ancestro de *S. palmula*, la cual de aquí, invade la Cuenca de Panamá, durante el Plioceno, mientras que permanece en refugios relícticos hasta nuestros tiempos.

ESPECIES DE *OSTREIDAE* HALLADOS ASOCIADOS A *CRASSOSTREA* Y *SACCOSTREA*

El autor de estas líneas laboró como investigador científico (y submarinista) en el Instituto Oceanográfico de la Universidad de Oriente, en Cumaná, Venezuela, entre los años 1967 y 1972. Se realizaron labores de recolecta de ostreidos de criaderos naturales en manglares para realizar con ellos, investigaciones varias: alimentación, reproducción, uso de juveniles para sembrado, composición química de las vísceras, etc. Lo cierto es que fueron clasificados todos como *Crassostrea rhizophorae* (Guilding 1828). Entre el material, de gran semejanza estaban ejemplares de las siguientes especies:

Ostrea (*Ostrea*) *lixula* Weisbord 1964
Figs. 10-7; 12-6 al 9, 10, 11, 14 al 16

Concha que posee concavidad interna en su VI, pero carece de de cavidad sub-umbonal. Descrita como un fósil

pleistocénico, fueron descubiertos por Macsotay & Campos Villarroel (2001) como abundantes en la Platafoma de Margarita y en el Golfo de Cariaco, donde se adhieren a substratos duros. Es holomarino, pero se asocia a *C. rhizophorae rhizophorae* en manglares de aguas no salobres. Es endémico de Venezuela.

Ostrea (*Ostrea*) *puelchana* d'Orbigny 1842.
Figs. 10- 4, 5, 6
Este *ostreidae* presenta grandes semejanzas con algunas de las especies que nos ocupan. Por su forma, y lamelas concéntricas en ambas valvas, se asemeja a *C. paraibanensis,* (fig. 13) pero su resilífero es corto, sus huellas musculares son grandes y reniformes, y posee el mismo grado de inflación en ambas valvas. Posee chomata como *O. lixula,* pero carece de plicaciones en su márgenes. Habita sobre fondos de conchas, arena y grava, entre 3 y 40 m de profundidad; es holomarina (Macsotay & Campos Villarroel 2001).

Ostrea (*Ostrea*) *cristata* Born 1778
Figura 10-8.
Esta especie citada con el nombre *O. equestris* por Lodeiros *et al*. (1999) al igual que *O.* (*O*) *puelchana,* forma bancos sobre fondos duros, preferentemente en la plataforma media o externa (Macsotay & Campos Villarroel 2001, mapas 27 y 28). Su margen distal crenulada, la asemeja a *O. lixula* (Fig. 10-7), pero carece de chomata.

CONCLUSIONES

Aún dentro de familias supuestamente estudiadas como las Ostreidae, se puede hallar varias especies en cada género. Así, dos o tres especies de *Crassostrea* pueden coexistir en un mismo estuario como lo reportaron Nascimento (1991) y Singarajah (1980) de las costas del Brasil. Dos o más especies pueden ser simpátricas, desmintiendo esa hipótesis de la especie única (Orton 1928) en una localidad particular. De hecho, las estadísticas de cultivo de *Crassostrea* de países como Brasil, México, Perú y Venezuela, incluyen casi siempre dos o tres especies, aunque se hayan identificado como una única (FAO 1999). Para ello, se requiere estudios de taxonomía morfológica y molecular, para lograr diferenciar y así optimizar los cultivos para la marinicultura.

Las costas de Venezuela, albergan nueve taxones de *Crassostrea*, y cinco de *Saccostrea,* cifra superior a la de las costas de México o de Brasil. Estas asociaciones multiespecíficas son posibles en áreas que son "refugios relícticos", donde las condiciones oceanológicas son lo suficientemente variadas y que lo hayan sido por 6 ó 12 millones de años en el pasado geológico (Petuch 1982, Landau *et al*. 2007). Nuestras conclusiones son válidas para la vecina isla de Trinidad, y la Península de La Guajira, en Colombia.

Han contribuido a esta biodiversidad, los cambios paleogeográficos, como el haber estado bajo la influencia del Océano Pacífico desde el Mioceno Temprano al Plioceno Tardío, y luego, bajo la influencia del Océano Atlántico, durante toda la época Pleistocena. La Historia Geológica del área es imprescindible para la comprensión de la biodiversidad actual en costas e islas de Venezuela. Finalmente, se desea resaltar la utilidad de estos *Ostreidae* especializados, para definir parámetros paleoambientales, habitualmente difíciles de determinar en sedimentos antiguos.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a Régulo Campos Villarroel la donación de su colección de ostras pertenecientes a la familia Ostreidae. Asimismo, recibimos ejemplares adicionales de H. Taissoun, (Universidad del Zulia), Julio Pérez (Universidad de Oriente), Manuel Gil y Roberto Uranga. Se agradece a Rafael Martínez Escarbassier (Universidad Central de Venezuela) la lectura crítica y oportunas sugerencias al manuscrito. Por numerosas referencias bibliográficas inaccesibles, se agradece a A. Seilacher (Universidad de Tübingen), Helen E. Vokes (Universidad de Louisiana), Franck Wesselingh (Natuurhistorisches Museum de Leiden) y a Mercedes Socas Basssons. El autor desea expresar su agradecimiento a la Sra. Laura Ricolfi y el Sr. Felice Rivalta, por facilitar las circunstancias relativas a los envíos de bibliografía. Este trabajo se vio mejorado por la revisión crítica y de estilo de Marcelo Sánchez-Villagra (Universidad de Zurich), Ángel L. Viloria (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas) y Gilson Rivas (Universidad del Zulia).

REFERENCIAS

Absher, T. M. 1989. *Populaçoes naturais de ostras de gênero Crassostrea do litoral do Paraná–desenvolvimiento larval, recrutamento es crescimiento.* PhD Thesis, Oceanography Institute, Universidade de Sao Paulo, Brasil.

Adanson, M. 1757. *Histoire Naturelle du Sénégal. Coquillages*. Paris, viii + 275 pp., 19 pls.

Ahmed, M. 1975. Speciation in living oysters. *Advances in Marine Biology* 13: 357–397.

Altena, C. O. v. R. 1971. The marine Mollusca of Suriname (Dutch Guiana) Holocene and recent, II, Bivalvia and Scaphopoda. *Zoologische Verhandelingen* 119: 1–100.

Bitter, R. 2003. *Moluscos bivalvos marinos del Estado Falcón*. Santa Ana de Coro: Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, 97 pp., illustr.

Carlton, J. T. & R. Mann. 1996. Transfers and world-wide introductions. Pp. 691–706. *En*: Kennedy, V. S.; R. I. E. Newell & A. F. Eble (eds.). *The Eastern Oyster*, *Crassostrea virginica*. College Park, MD: Maryland Sea Grant.

Castellanos, Z. 1967. Catálogo de los moluscos marinos Bonaerenses. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos* Aires 8: 1–365.

Castillo-Rodríguez, G. & A. García-Cubas. 1986. Taxonomía y Anatomía comparada de las ostras de las costas de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 13(2): 249–314.

Contreras, F. 1932. Datos para el estudio de los ostiones mexicanos. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 3: 193–212.

Cosel von, R. 1986. Moluscos de la región de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Costa del Caribe Colombiano). *Anales del Instituto de Investigaciones del Mar, de Punta Betín*, 15/16: 79–370.

Cox, L. R.; N. D. Newell; D. W. Boyd & C. C. Branson. 1971. *Bivalvia, Mollusca 6, part N*, 3 vols. Geological Society of America, University of Kansas, 1224 pp.

Dall, W. H. 1898. Contributions to the Tertiary fauna of Florida. *Wagner Free Institute Sci., Transactions* 3: 571–947.

Díaz-Merlano, J. M. & M. Puyana-Hegedüs. 1994. *Moluscos del Caribe Colombiano. Un catálogo ilustrado*. Colombia: COLCIENCIAS, Fundación Nature, INVEMAR, 291 pp.

Díaz de Gamero, M. L. 1968. Paleontología de la Formación El Veral (Mioceno) estado Falcón. *Revista Geos* (Caracas) 17: 7–51.

Díaz de Gamero, M. L. & O. Linares. 1989. Estratigrafía y paleontología de la Formación Urumaco, del Mioceno Tardío de Falcón Noroccidental. *VII Congreso Geol*ógico *Venezolano* Barquisimeto 1: 419–437.

FAO. 1999. *Aquaculture Production Statistics. 1988-1997. FAO Fishery Circular 815*, Revision 11, Roma: Food and Agriculture Organization, 82 pp.

Fernández, J. & M. Jiménez. 2007. Fauna malacológica del litoral rocoso de la costa sur del Golfo de Cariaco y costa norte del estado Sucre, Venezuela*. Boletín del Instituto Oceanogr*áfico de *Venezuela* 46: 3–11.

Figueiras, A. & O. Sicardi. 1968. Catálogo de los Moluscos Marinos del Uruguay (II). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 2: 355–375.

Galtsoff, P.S. 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *U.S. Fisheries Bulletin*, Fish and Wildlife Sevice 64: 1–480.

Günter, G. 1950. The generic status of living oysters and the scientific name of the common American species. *The American Midland Naturalist* 43: 438–449.

Günter, G. 1951. The species of oysters of the Gulf, Caribbean and the West Indies. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean* 1: 40–45.

Gutiérrez, L., C. Coronado & J. E. Pérez. 1989. Genetic variation in Venezuelan mollusks, II, *C. rhizophorae* and *C. virginica* (Ostreidae). *Boletín del Instituto Oceanogr*áfico de *Venezuela* 28: 171–175.

Harry, H. W. 1981. Nominal species of living oysters proposed during the last fifty years. *The Veliger* 24: 39–45.

Hertlein, L. G. & A. M. Strong. 1940. Mollusks from the west coast of Mexico and Central America. *Zoologica* 25: 369–430.

Hubbard, B. 1920. Tertiary Mollusca from the Lares district, Porto Rico. *New York Academy of Sciences, Scientific Survey of Porto Rico and Virgin Islands* 3: 79–164.

Hodson, F., H. K. Hodson & G. D Harris. 1927. Some Venezuelan and Caribbean mollusks: *Bulletins of American Paleontology* 13(49), 160 pp., 40 pls.

Ignacio, B. L., T. M. Absher, C. Lazoski & A. M. Solé-Cava. 2000. Genetic evidence of the presence of two species of *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) on the coast of Brazil. *Marine Biology* 136: 987–991.

Jung, P. 1969. Miocene and Pliocene mollusks from Trinidad. *Bulletins of American Paleontology* 247: 291–657.

Keen, A. M. 1960. *Sea shells of Tropical west America.* California: Stanford University Press, 619 pp.+ illustr.

Lapègue, S.; I. Boutet; A. Leitao; S. Heurtebise; P. García; C. Thirioth-Quièvreux & P. Boudry. 2002. Trans-Atlantic distribution of a Mangrove Oyster species revealed by 16S mtDNA and karyological analysis. *Biological Bulletin* 202: 232–242.

Laurain, M. 1980. *Crassostrea gryphoides* et *C. gingensis* (Schlotheim) deux expressions morphologiques d'une même espèce (Miocene, Bivalvia). *Geobios* 13: 21–43.

Liñero-Arana, I.; J. E. Pérez & O. Díaz. 2009. El (Des) conocimiento de la biodiversidad del Golfo de Cariaco (Venezuela) causas y perspectivas futuras. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 48: 223–227.

Littlewood, D. T. 1991. Oyster cultivation in the Caribbean with an emphasis on mangrove oysters in Jamaica. *World Aquiculture* 22: 70–73.

Lodeiros, C.; B. Marín & A. Prieto. 1999. *Catálogo de moluscos marinos de las costas nororientales de Venezuela: Clase Bivalvia.* Cumaná: Edición APUDONS, 109 pp.

Macsotay, O. 1965. Carta faunal de macrofósiles correspondientes a las formaciones cenozoicas de la península de Araya, estado Sucre. *Revista Geos* (Caracas) 13: 37–49.

Macsotay, O. 1975. Geología submarina y fauna de micrometazoarios del Golfo de Santa Fe, Venezuela nororiental. *Boletín de Geología* (Caracas) 12(23): 443–492.

Macsotay, O. 1982. Intervalos batimétricos y batimetabólicos de algunos moluscos bénticos marinos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 140: 149–203.

Macsotay, O. & R. Campos Villarroel. 2001. *Moluscos representativos de la plataforma de Margarita. Descripción de 24 especies nuevas.* Valencia: Edit. Rivolta, 280 pp.

Macsotay, O. & L. F. Caraballo. 1976. Geología y bioestratigrafía Cenozoica de la parte oriental del Golfo de Cariaco, Edo. Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 15: 25–56.

Macsotay, O. & W. S. Moore. 1974. Cronoestratigrafía de algunas terrazas Cuaternarias marinas del Oriente de Venezuela. *III Conf. N.N.U.U. sobre el Derecho del Mar*, 12:1–63.

Maloney, N. J. & O. Macsotay. 1967. Geology of La Tortuga Island, Venezuela. *Asociación Venezolana de Geología, Miner*ía y *Petróleo, Boletín Informativo* 10(10): 267–287.

Marcucci, E. 2000. Características de los estuarios de Venezuela y manejo ecológico de los sedimentos dragados. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Geólogos* 25: 5–22.

Marozova, A. L.; K.D. Leung-Tack; V. I. Kholodov; V. V. Trousevich; S. Camara; V. K. Maskevski; F. X. Ibrahimov & P. D. Lamakin. 1991. *L'ostreiculture en milieu de mangroves (Etude de Cas en Guinée et au Sénégal)*. I. E. Timochenko & S. Konate (eds.). Série documentaire 7, France: COMAR, 148 pp.

Martínez, R. 1962. Aspectos bioecológicos de la *Crassostrea rhizophorae* en la Laguna Grande de Obispo. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 2: 7–18.

Maury, C.J. 1912. A contribution to the paleontology of Trinidad. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 15: 23–112.

Maury, C. J. 1925. A further contribution to the Paleontology of Trinidad (Miocene horizons). *Bulletins of American Paleontology* 10(42): 159–402.

McLean, R.A. 1941. The oysters of western Atlantic. *Notulae Naturae* 67: 1–14.

Müller-Karger, F. E. & R. J. Varela. 1988. Variabilidad de la masa de fitoplankton en aguas superficiales del Mar Caribe: una perspectiva desde el espacio con el CZCS. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, XLVIII, suplemento 3: 179–201.

Orton, J. H. 1928. The dominant species of *Ostrea*. *Nature* 121: 320–321.

Olsson, A. A. 1961. *Mollusks of the Tropical Eastern Pacific particularly from the southern half of the Panamic-Pacific faunal Province (Panama-Perú), Panamic-Pacific Pelecypoda.* New York: Paleontological Research Institution, 574 pp.

Parodiz, J. J. 1948. Sobre "Ostrea" actuales y Pleistocénicas de Argentina y su ecología. *Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Comunicaciones, serie Ciencias, Zoología,* nº 6, xiv + 22 pp.

Peraza, T. 2004. *Moluscos de las Formaciones Caujarao y La Vela, del Domo de La Vela, estado Falcón*. Caracas: Escuela de Geología, Minas y Geofísica, U.C.V., 158 pp. (tesis MSc).

Peraza, T. & O. Macsotay. 2011. Evolución del grupo *Crassostrea virginica/C. rhizophorae* durante el Neógeno de la Provincias Caribe y las Carolinas. *Primer Congreso Venezolano de Geociencias*. Caracas, 5-8 diciembre 2011, 4 pp.

Pérez, J. E.; C. Graziani & M. Nirchio. 1997. ¡Hasta cuándo los exóticos! *Acta Cient*ífica *Venezolana* 48: 127–129.

Pérez, J. E.; M. Nirchio; C. Alfonsi & C. Muñoz. 2006. The biology of invasions: the genetic adaptation paradox. *Biological Invasions* 8: 1115–1121.

Pérez, J. E.; C. Alfonsi; S. K. Salazar; O. Macsotay & J. Barrios. 2007. Especies marinas exóticas y criptogénicas en Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 46: 79–96.

Princz, D. 1978. Los Moluscos marinos del Golfo de Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 109: 51–76.

Pritchard, D. W. 1967. What is an estuary: physical viewpoint. Pp. 3–5. *En*: Lauff, G. H. (ed.): *Estuaries*. American Association for the Advancement of Science (AAAS) Publication 83. Washington, DC: AAAS. 757 pp.

Ramírez, R. G. & M. L. Sevilla. 1965. *Las Ostras de México*. Secretaria de Industria y Comercio. Dirección General de Pesca e Industrias Conexas. 36 pp.

Ranson, G. 1951. *Les Hûitres, Biologie–Culture*. Savoir en Histoire Naturelle, vol. 23. Paris: Paul Lechevalier, 260 pp.

Ranson, G. 1960. Les prodissoconques (coquilles larvaires) des Ostreidés vivants. *Bulletin de l'institut Oceanographique Monaco* 1183: 1–41.

Ranson, G. 1967. Mollusques lamellibranches: Ostreidae. *Annales de l'Institut Oceanographique Monaco* 45: 189–191.

Richards, H. G. 1962. Studies of the Marine Pleistocene, pt. II, The Marine Pleistocene Mollusks of Eastern North America. *American Philosophical Transactions*, new series 52:42–141.

Rios, E. C. 1970. *Coastal Brazilian seashells*. Rio Grande do Sul: Museu Oceanografico de Rio Grande, 255 pp.

Sánchez-Villagra, M. R.; R. J. Burham; D. C. Campbell; R. M. Feldmann; E. S. Gaffney; R. F. Kay; R. Lozsán; R. Purdy & J. M. Thewissen. 2000. New near-shore marine fauna and flora from the early Neogene of northwestern Venezuela. *Journal of Paleontology* 74: 957–968.

Singarajah, K.V. 1980. On the taxonomy, ecology and physiology of a giant oyster, *Crassostrea paraibaensis* new species. *Bulletin of Marine Science* 30: 833–847.

Stenzel, H. B. 1971. Oysters. Pp. 954–1224. *En*: Moore, R. C. (ed.). *Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 6. Bivalvia. Part N*. The Geological Society of America and the University of Kansas Press, vol 3.

Stuardo, J. & A. Martínez. 1976. Relaciones entre algunos factores ecológicos y la biología de poblaciones de *C. corteziensis* Hertlein, 1951, de San Blas, Nayarit, México. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Aut*ónoma de México 2: 84–130.

Tello, J. 1975. *Catálogo de la Fauna Venezolana. VIII. Mollusca.* Caracas: Publ. De la Comisión Organizadora de la III Conferencia de las N. N. U. U. sobre el Derecho del Mar, 599 pp.

van Andel, T. J. & H. Postma. 1954. *Recent sediments of the Gulf of Paria*. Vol. I. Amsterdam: North Holland Publishing Company, 245 pp.

Vélez, R. A. & D. Díaz. 1988. Efecto del transplante experimental de la ostra *Crassostrea virginica* a un medio marino sobre la gametogénesis, supervivencia y crecimiento. *Caribbean Journal of Science* 24: 207–212.

Vignali, M. 1965. Estudio geológico de las rocas sedimentarias de Araya. U.C.V. Escuela de Geología y Minas. *Revista Geos* (Caracas) 13: 23–36.

Vokes, H. E. & E. H. Vokes. 1983. Distribution of shallow-water marine Mollusca, Yucatán Peninsula, Mexico. *Middle American Research Institute Publication* 54 (Tulane Univ.) 183 pp.

Ward, L. W. 1998. Mollusks from the lower Miocene Pollack farm site, Kent County, Delaware: a preliminary analysis. Pp. 5–19. *En*: Benson, R. N. (ed.). *Geology and paleontology of the lower Miocene Pollack Farm Fossil Site, Delaware: Delaware Geological Survey Special Publicatio*n No. 21.

Warmke, G. L. & R. T. Abbott. 1961. *Caribbean Seashells*. Narbert, Pa.: Livingston Publishing Co., 348 pp.

Weisbord, N. E. 1964. Late Cenozoic pelecypods from Northern Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* 54(204): 1–564.

Woodring, W. P. 1925. Miocene mollusks from Bowden, Jamaica; Pelecypods and Scaphopods. *Carnegie Institute of Washington, Publication* 366, 222 pp.

Woodring, W. P. 1982. Geology and Paleontology of Canal Zone and adjoining parts of Panama. Descripton of Tertiary Mollusks (Pelecypods: Propeamussidae to Cuspidaridae). *U. S. Geological Survey Professional Papers* 306-F: 541–759.

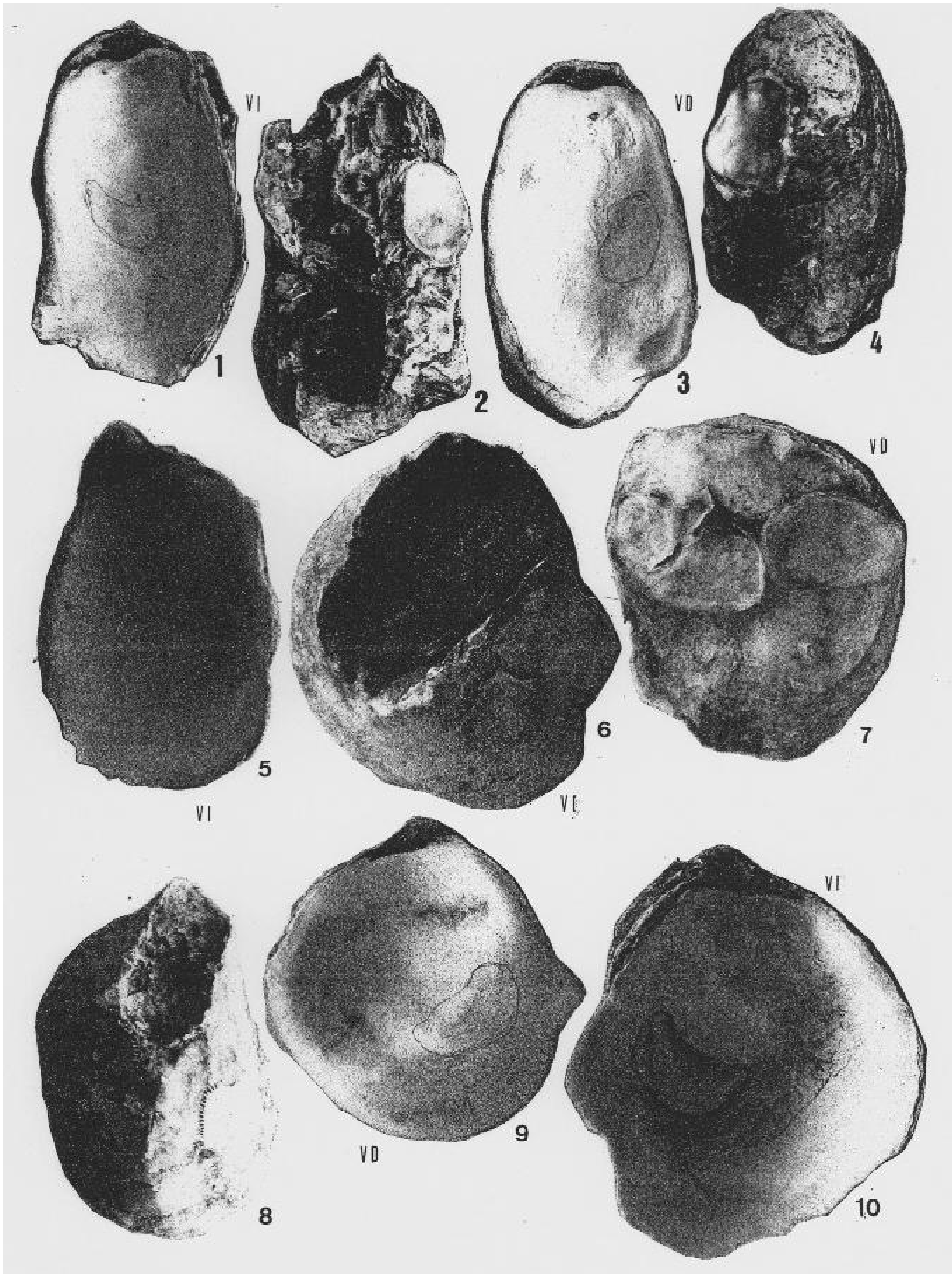


Figura 1. *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* (**1-10**). Vista interna y externa de la VI (**1**, **2**) y de la VD (**3**, **4**) de un ejemplar articulado proveniente de la Laguna de Chacopata. Nótese la superficie de adhesión de la valva izquierda al rizóforo del mangle, al que corresponde el abombamiento xenomórfico (**4**) de la valva derecha. Ambas valvas poseen como epibiontes, valvas juveniles de la especie. Corresponde al morfotipo *lacerata*. Vista interna y externa (**5**, **8**) de una valva izquierda típica, donde la superficie de adhesión al rizóforo ocupa menos del 50 % de la altura total de la valva. Se observa la base de un balánido como epibionte. Ejemplar proveniente de Chichiriviche, estado Falcón. Vista interna y externa de la valva derecha (**6**, **10**) y la valva izquierda (**7**, **9**) de un ejemplar recolectado en la laguna de Chacopata. Corresponde al morfotipo *guyanensis*, mostrando un 75% de la superficie de adhesión a un rizóforo en la valva izquierda; la valva derecha presenta la deformación xenomórfica correspondiente. La superficie externa de la valva derecha presenta juveniles de *Ostrea* (*Ostrea*) *lixula* y balánidos juveniles adheridos.

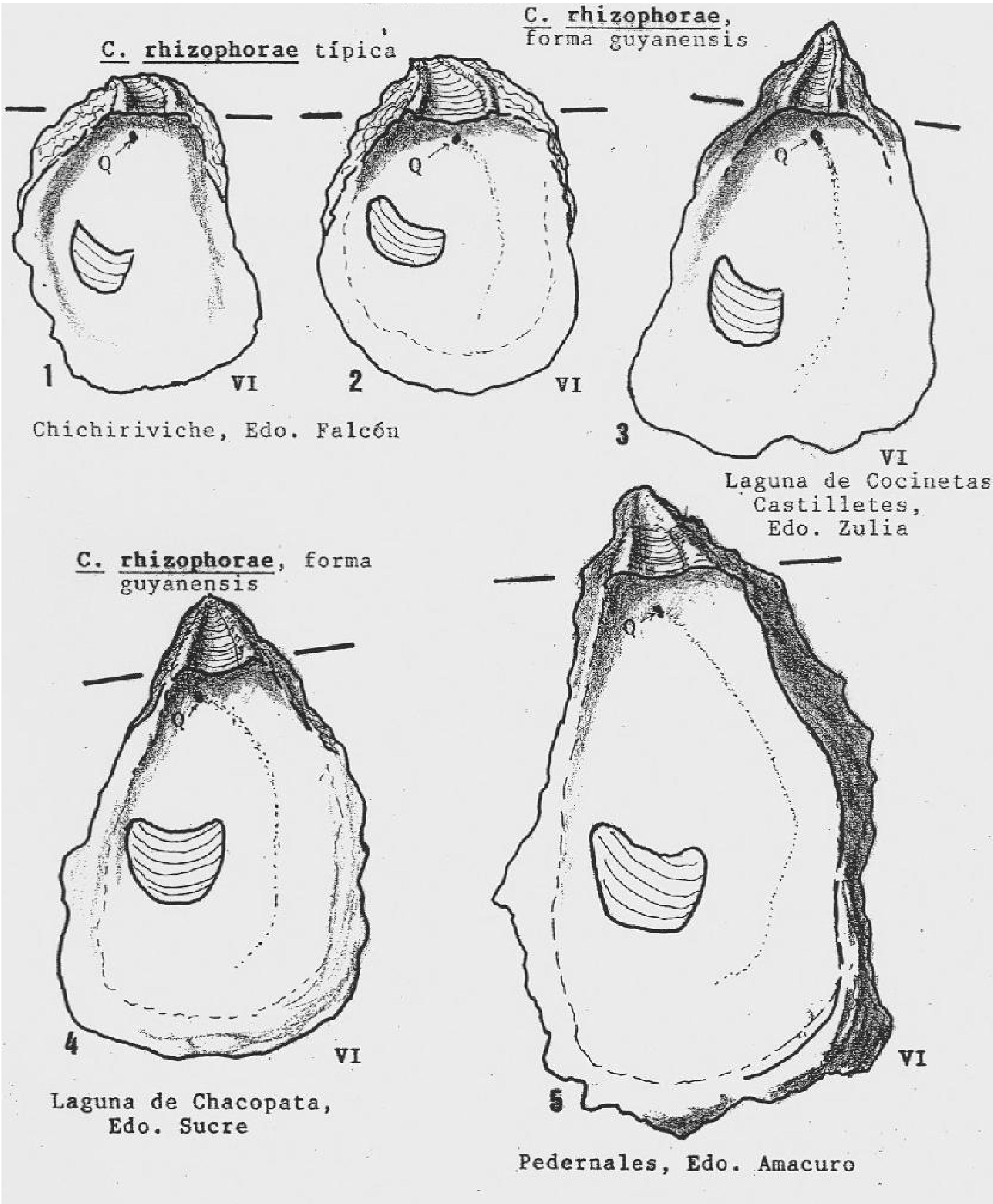


Figura 2. Variaciones morfotípicas de *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* de fijación arborícola, observadas sobre valvas izquierdas (VI) con cavidad umbonal presente.

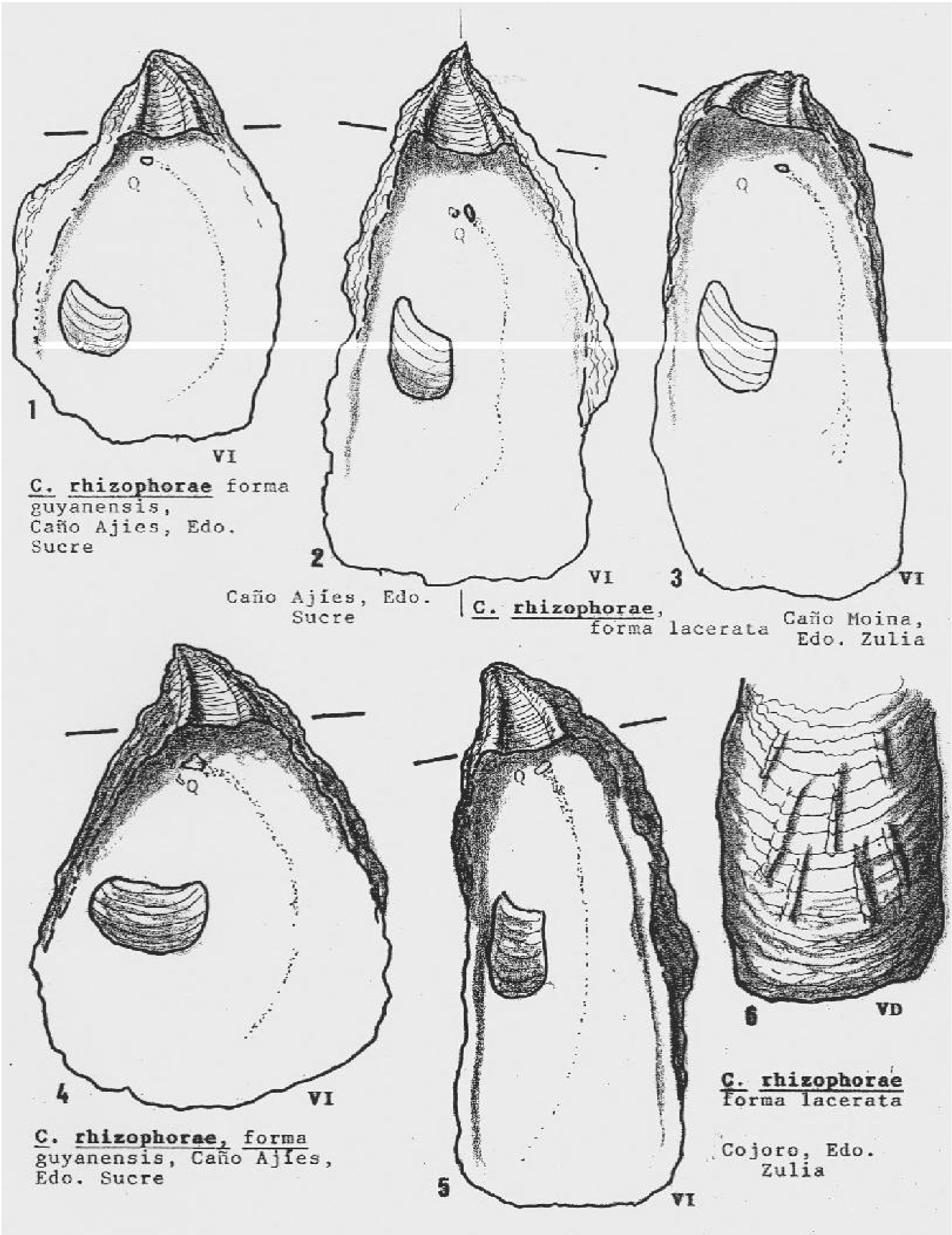


Figura 3. Variaciones morfotípicas de *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* de fijación arborícola, con poca cavidad umbonal presente.

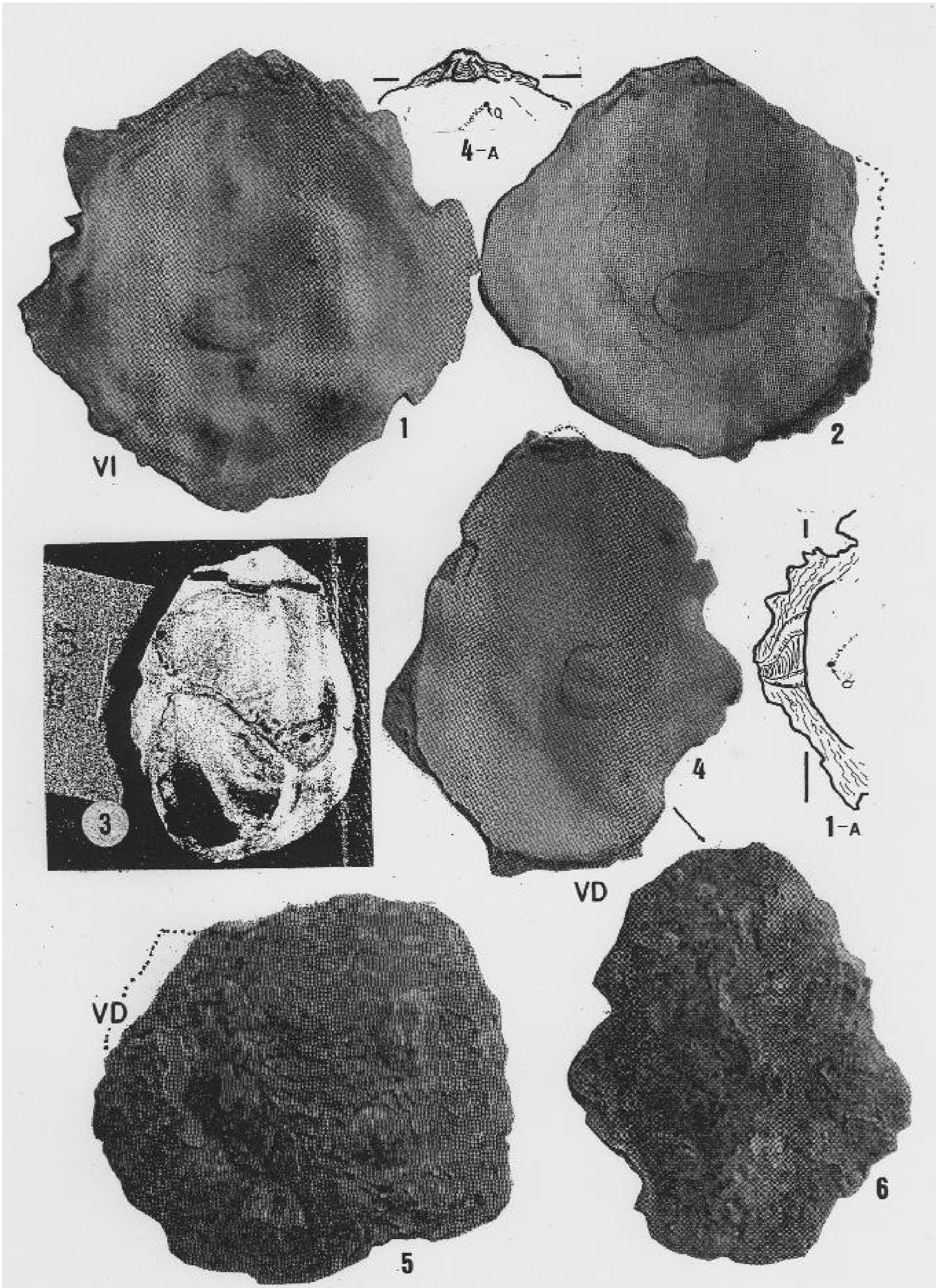


Figura 4. *Crassostrea brasiliana* de la Salina de Araya, estado Sucre (**1-6**). Vista interna (**1**, **1-a**) de una VI, correspondiente a un ejemplar adulto de contorno redondo; el dibujo de la charnela (**1-a**) mostrando el resilífero ortogirado. La huella muscular aductora es reniforme y en posición central-posterior, como en *C. r. rhizophorae*. **2**, **5**. Vistas interna y externa de la VD de 5-1, donde se observa la escultura foliar diferente de *C. r. rhizophorae*. En ella se observa la huella muscular de Quenstedt. **3**. Holotipo de *Crassostrea brasiliana* (Singarajah 1980: fig. 4) donde se observan dos juveniles adheridos al interior de la VD (no izquierda) de un ejemplar de mayor tamaño. **4-6**. Vistas interna y externa de una VD de un adulto alargado axialmente. Nótese la plataforma de adhesión de un balánido en su mitad distal. El resilífero (**4-a**) es ortogirado, pero más bajo que en la VI.

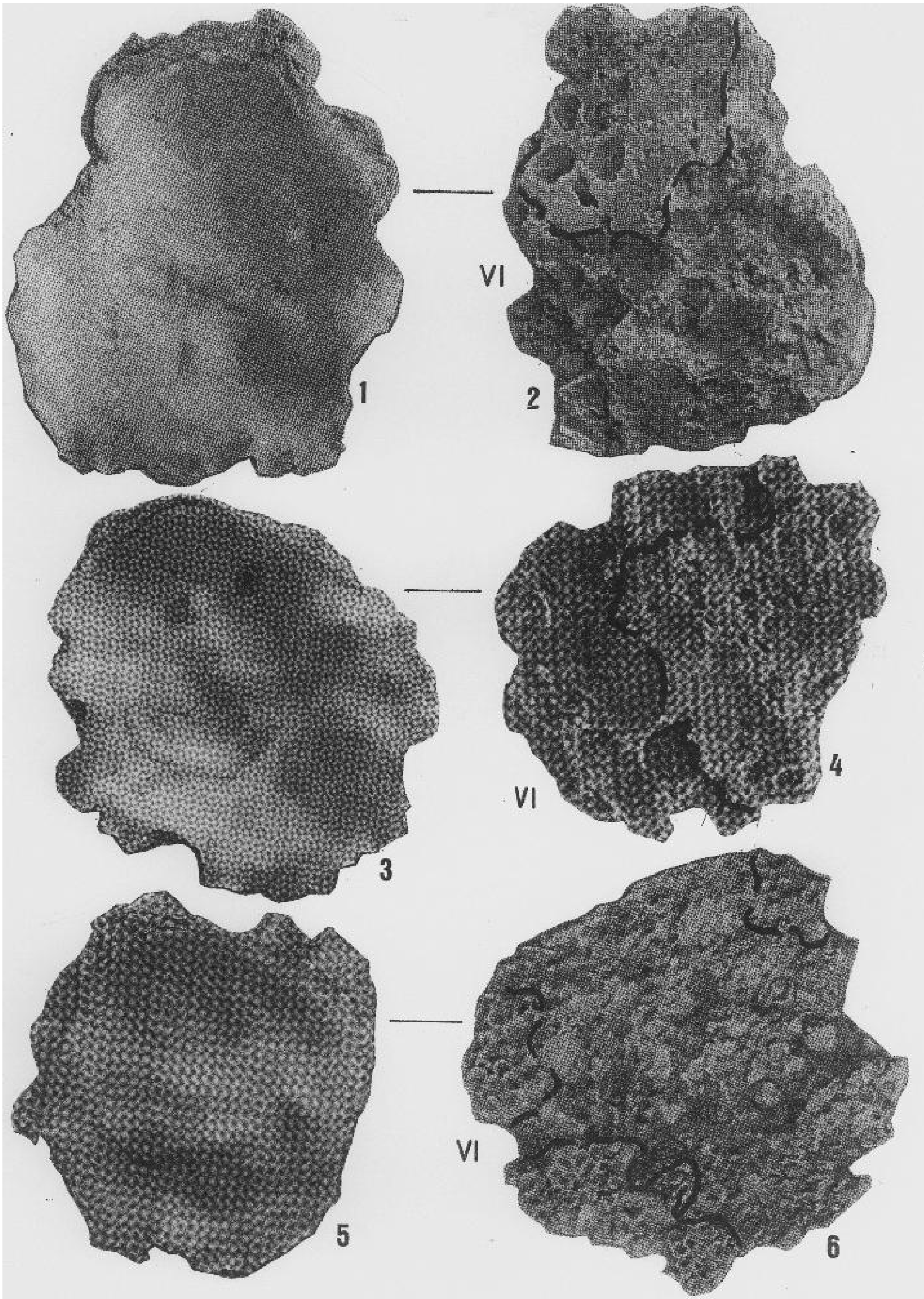


Figura 5. *Crassostrea brasiliana* de la Salina de Araya, estado Sucre (**1-6**). Vista interna y externa de una VI, con huella muscular aductora, postero-central. La superficie de fijación es de más de 45%. **3-4.** Vista interna y externa de una VI, que a diferencia de la anterior, presenta una huella muscular de Quenstedt, en posición anterior con respecto al resilífero. Su área de fijación es del 60%. Corresponde a la VCD de la figura 4 (4-6). **5-6**. Vistas interna y externa de una VI cuya área de fijación es del 75%.

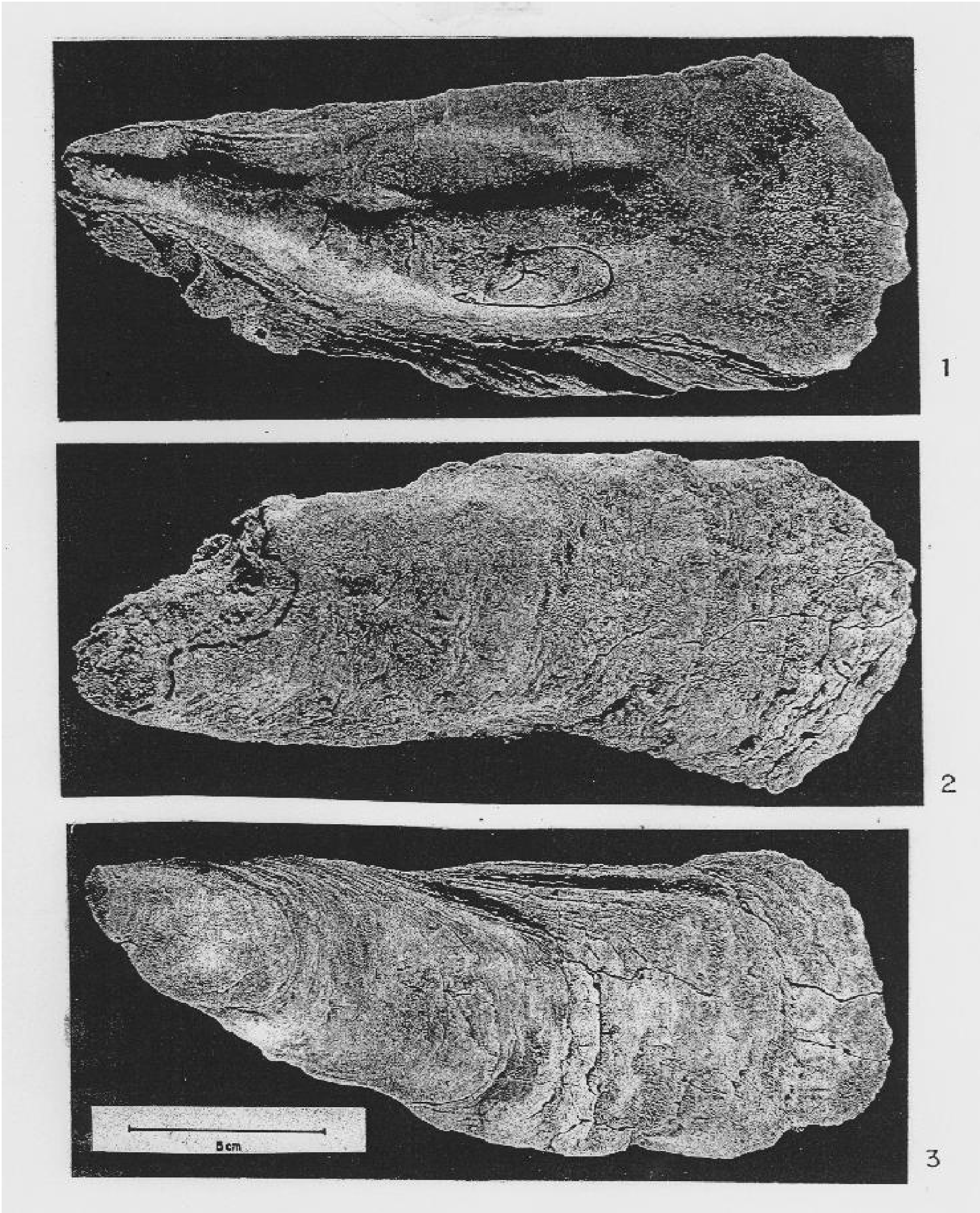


Figura 6. Área tipo Formación Cumaná, Pleistoceno Temprano a Medio. (**1-3**) *Crassostrea patagonica*. Vista interna de una VI, donde se observa la charnela larga y ortogirada. Nótese las biohoradaciones de espongiario (*Clione* sp.) extendidas en el área peri-umbonal (**1**) pero ausentes del interior de la valva. Vista interna de la misma valva anterior (**2**), cuya superficie con lamelaciones concéntricas, de halla biohorodada por vermes espiónidos. Nótese el área de fijación reducida. Vista externa (3) de la VD correspondiente a la VI (**1-2**). Al igual que en la vista anterior, externamente se halla biohorodada por vermes espiónidos. No se observa xenomorfismo en el área umbonal. Las imágenes corresponden a un ejemplar articulado recolectado *in situ*, en posición de vida, con la charnela hacia abajo, en la quebrada María de la Cruz, capa superior de la Formación Cumaná. El ejemplar formó parte de un banco de *Crassostrea*, que murieron por asfixia con sedimentos limo-arenosos, durante una tormenta tropical, ya que en su interior no hay biohoradaciones ni epibiontes.



Figura 7. Formaciones El Manglillo y Mamporal, dos facies del Pleistoceno Tardío. (**1-12**) *Crassostrea rhizophorae praia.* Vista externa (**1**) e interna (**2**) de una VI, mostrando la ornamentación radial de dos categorías y un resilífero mucho más ancho que el de *C. rhizophorae rhizophorae*. Vistas externa (**3**) e interna (**4**) de la VD correspondiente. Vista externa e interna (**5**, **6**) de una VD con frecuentes biohoradaciones de pequeños espiónidos en la superficie externa. Vista externa (**7**) e interna (**8**) de la VI correspondiente a **5** y **6**. El área de fijación ocupa el 30% en la porción proximal. Los epibiontes consisten en bivalvos y serpúlidos, recolectados en la Formación Mamporal, laguna de las Marites, Isla de Margarita. Vista externa (**9**) e interna (**10**) de una VI. Nótese el área de fijación restringida a la porción temprana de la valva. Su acostillado radial se asemeja al del ecomorfo *lacerata* de *Crassostrea r. rhizophorae*, pero desarrollado sobre la valva opuesta. Vista externa (**11**) e interna (**12**) de una VD correspondiente a 9 y 10. Las valvas fueron recolectadas en la Formación Mamporal, laguna de las Marites, Isla de Margarita, donde se encuentran asociadas a la fauna de aguas hipersalinas.

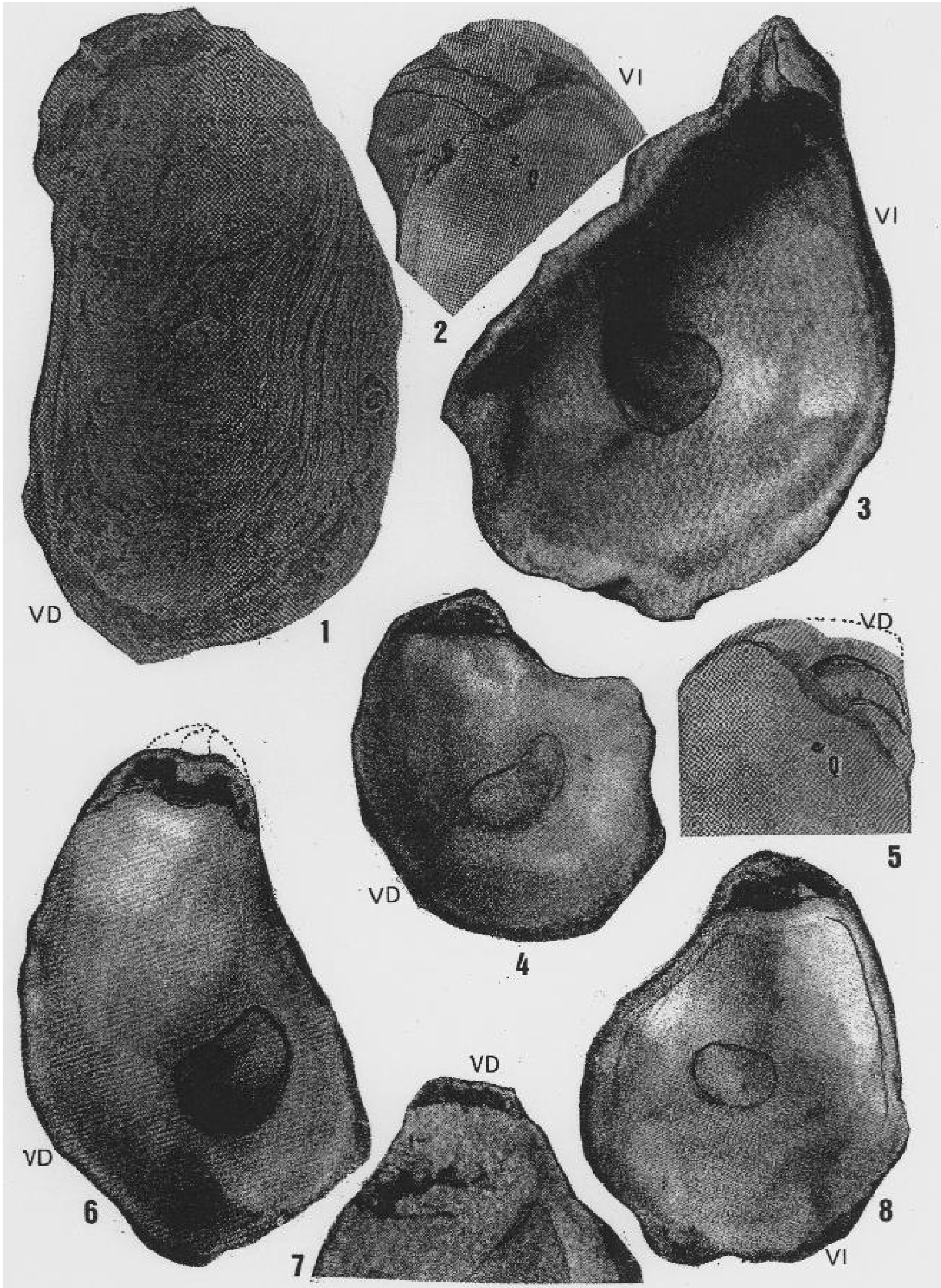


Figura 8. Material procedente de las costas de Brasil Suroriental y donados por Julio Pérez. Los ejemplares de Venezuela que iban a ser usados en este estudio, procedentes del Delta del Orinoco, tenían la charnela fracturada. *Crassostrea gasar* (**1**-**8**). Vista externa (**1**) de una VI que mide 75 mm (alto) x 46.5 mm (ancho), donde el único epibionte es un balánido. Vista interna (**2**) de la misma valva del 1, aumentada en 1,2 donde se observa el resilífero ancho, con el surco resiliar estrecho en el medio y su músculo de Quenstedt subcentral. Vista interna de dos VI que miden respectivamente (**3**) 90 mm x 61,8 mm (individuo con el resilífero ortogirado) y 73 mm (alto) x 53,7 mm (ancho). Nótese el resilífero opistogirado. El margen completo de las valvas es más gruesa a todo lo largo del borde que en *Crassostrea r. rhizophorae*. En la VD (**5**) se observa esta misma relación, la huella muscular de Quenstedt se encuentra en posición posterior. Dos VD, miden 64,6 mm (alto) x 48,6 mm (ancho) (**4**) y 75 mm (alto) x 48 mm (ancho)(**6**), observándose en este último dos grados de curvatura del eje axial. En el interior de una VD (**7**) el resilífero es ortogirado hacia atrás.

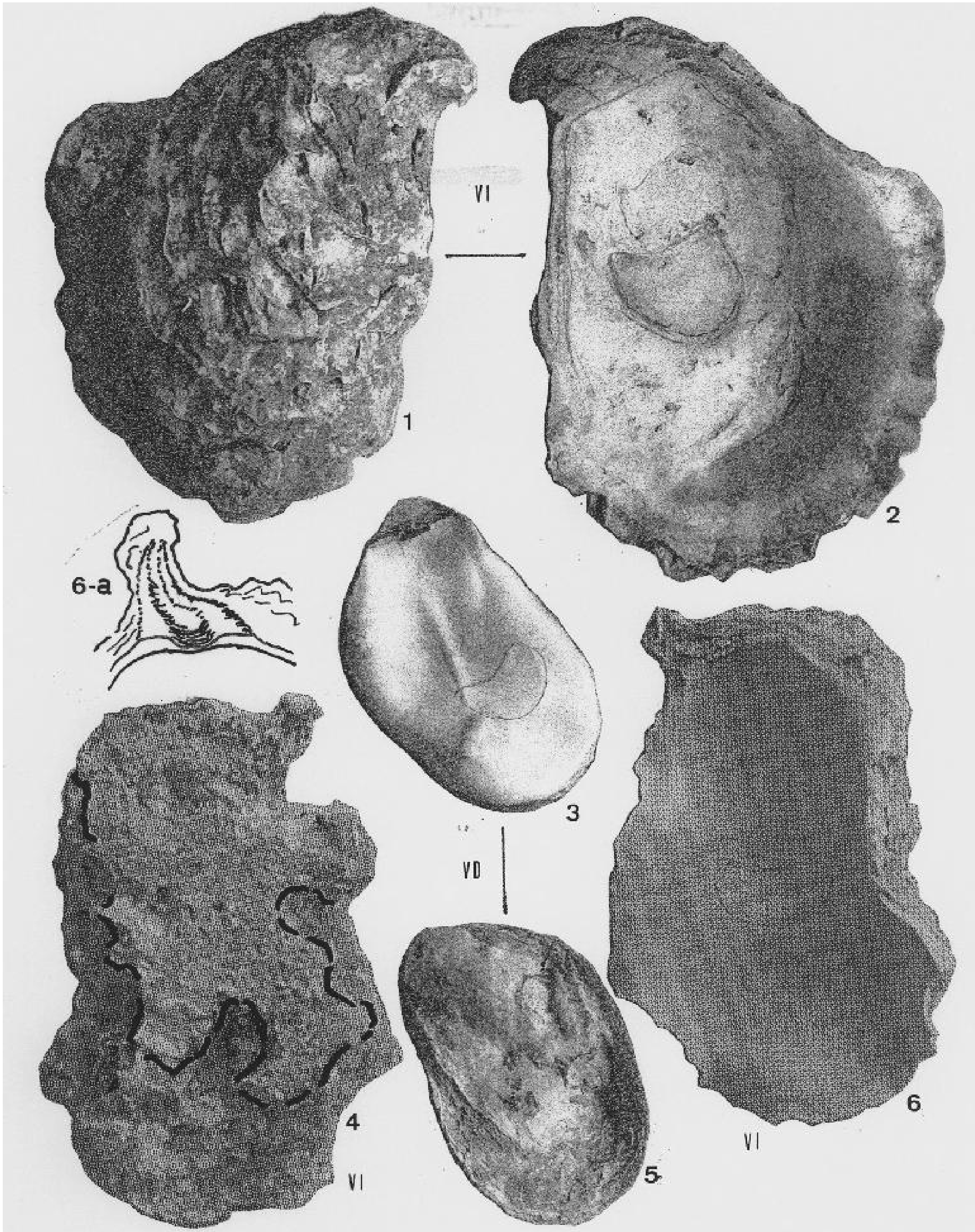


Figura 9. *Crassostrea corteziensis*. Laguna de Chacopata, estado Sucre. Vista externa e interna de una VI. Obsérvese la forma y posición de la huella muscular aductora y el margen interior acolchado, especialmente en el sector distal (**2**). Externamente presenta lamelas de crecimiento bien diferenciadas con crenulación independiente en cada lamela (**1**). *Crassostrea rhizophorae rhizophorae* (**3**-**6**) Vista externa e interna (**4**, **6**) de una VI procedente de las Salinas de Araya, donde habitaba sobre un substrato de roca y balánidos, que corresponde al ecofenotipo *guyanensis*. Su área de fijación es de 60%, semejante a la de *C. brasiliana*, con la que cohabita en esta localidad. El dibujo (**6**-**a**) de la charnela de la VI ilustrada (**6**) es opistogirado.

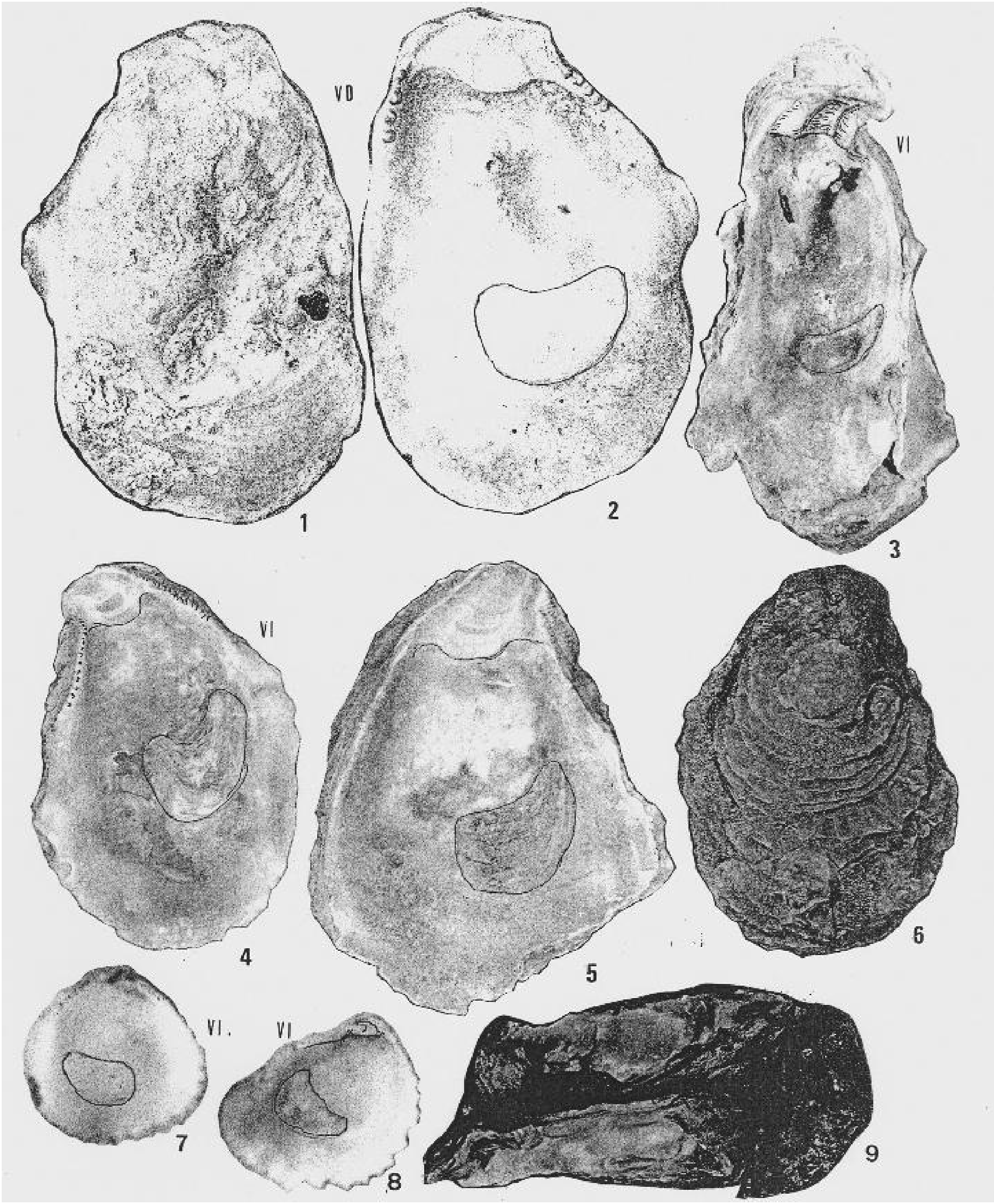


Figura 10. *Crassostrea iridiscens*. Vista externa (**1**) e interna (**2**) de una VD bien preservada de la Formación El Manglillo de Amuay, Península de Paraguaná. Obsérvese la huella muscular aductora central y las anachomata prominentes, características de esta especie. *Crassostrea rhizophorae* (**3**-**9**). Vista interna (**3**) de una VI bien preservada de la Formación Coche, Pleistoceno Temprano (límite Gelasiense-Calabriense). Un grupo de conchas vivientes (**9**) muestreadas, donde las conchas no sólo se adhieren al sustrato, sino que unen sus valvas también. Sobre fondo rocosos, cerca de la Isla de Los Lobos, estado Sucre. *Crassostrea (Ostrea) puelchana* (**4**-**6**). Vistas interna y externa de una VI (**4**, **6**) y vista interna de otra VI (**5**) donde se muestra la presencia de chomatas en las márgenes cerca de la charnela, la forma y tamaño de las huellas musculares aductoras y la ausencia de las huella de los músculos de Quenstedt. Formación Cumaná, Pleistoceno Temprano a medio, de los cerros de Caigüire, estado Sucre. Se ilustraron las conchas fósiles, ya que las vivientes son de menor tamaño y más delgadas. *Ostrea (Ostrea) lixula* (**7**) Vista interna de una VI de una especie endémica común en áreas costeras de Venezuela. A menudo hallada en asociación con *Crassostrea r. rhizophorae. Ostrea (Ostrea) cristata* (**8**). Vista interna de esta especie, una de las más comunes en la costa Atlántica y del Mar Caribe.

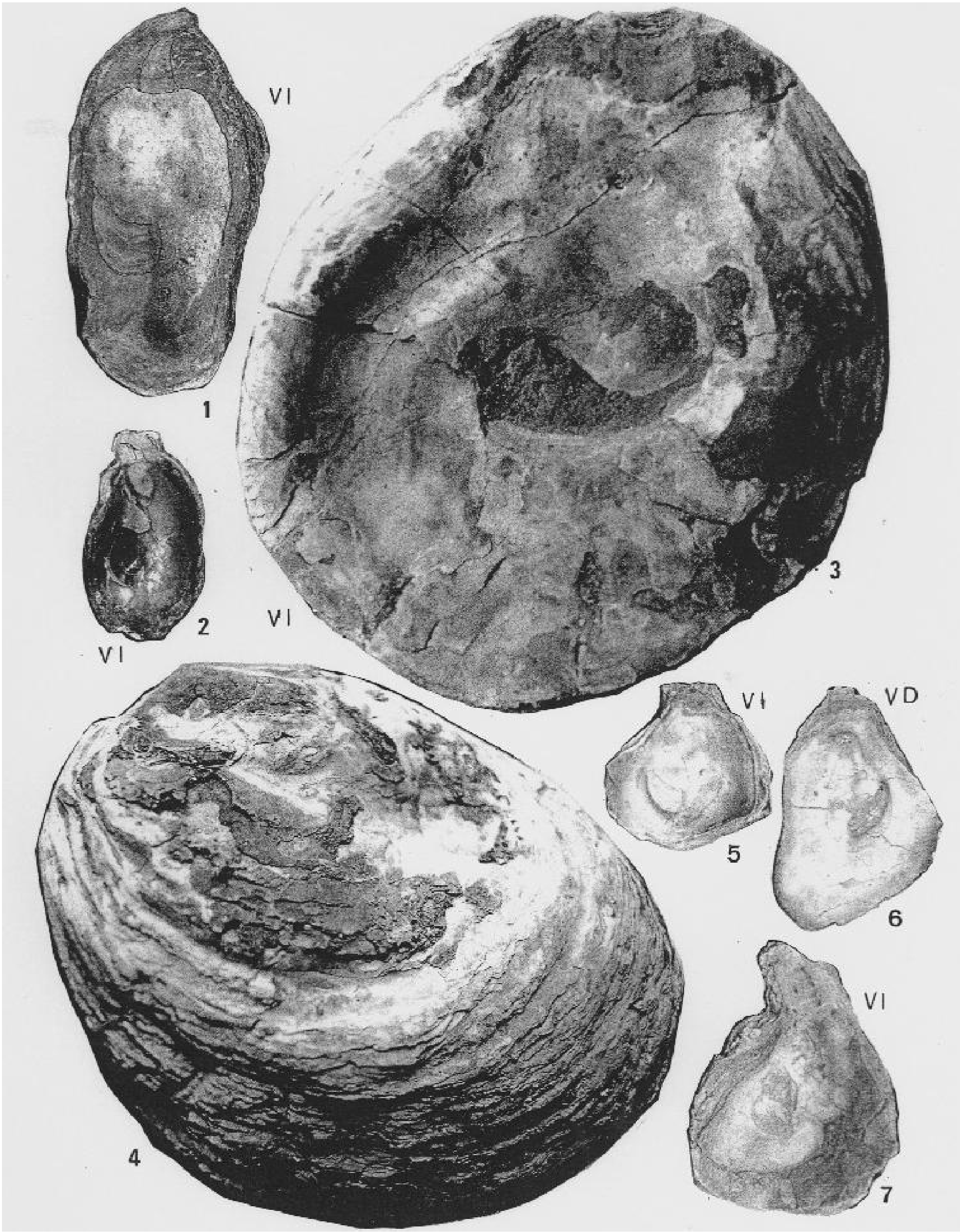


Figura 11. *Crassostrea rhizophorae praia* (**1**, **2**). Vista interna de dos VI, que nos muestran las semejanzas con *Crassostrea r. rhizophorae*, pero cuyas superficies de adhesión umbonal, confirman su afinidad con la subespecie *praia*. Recolectadas en la misma localidad de la Formación El Manglillo de las figuras 3 y 4. *Crassostrea corteziensis* (**3**, **4**). Vistas interna y externa (reducido a 0,6 X) de una VI adulta, proveniente de la Formación El Manglillo. Pleistoceno Tardío de Amuay, Península de Paraguaná, estado Falcón. *Crassostrea cahobasensis cahobasensis* (**5**-7). Esta especie ocupó hasta el Plioceno Tardío (Piacenziense) el nicho ecológico de *Crassostrea r. rhizophorae* de la actual Provincia del Caribe. Se ilustra como comparación. Formación Inferior-Pliocena de la Península de Araya, estado Sucre.

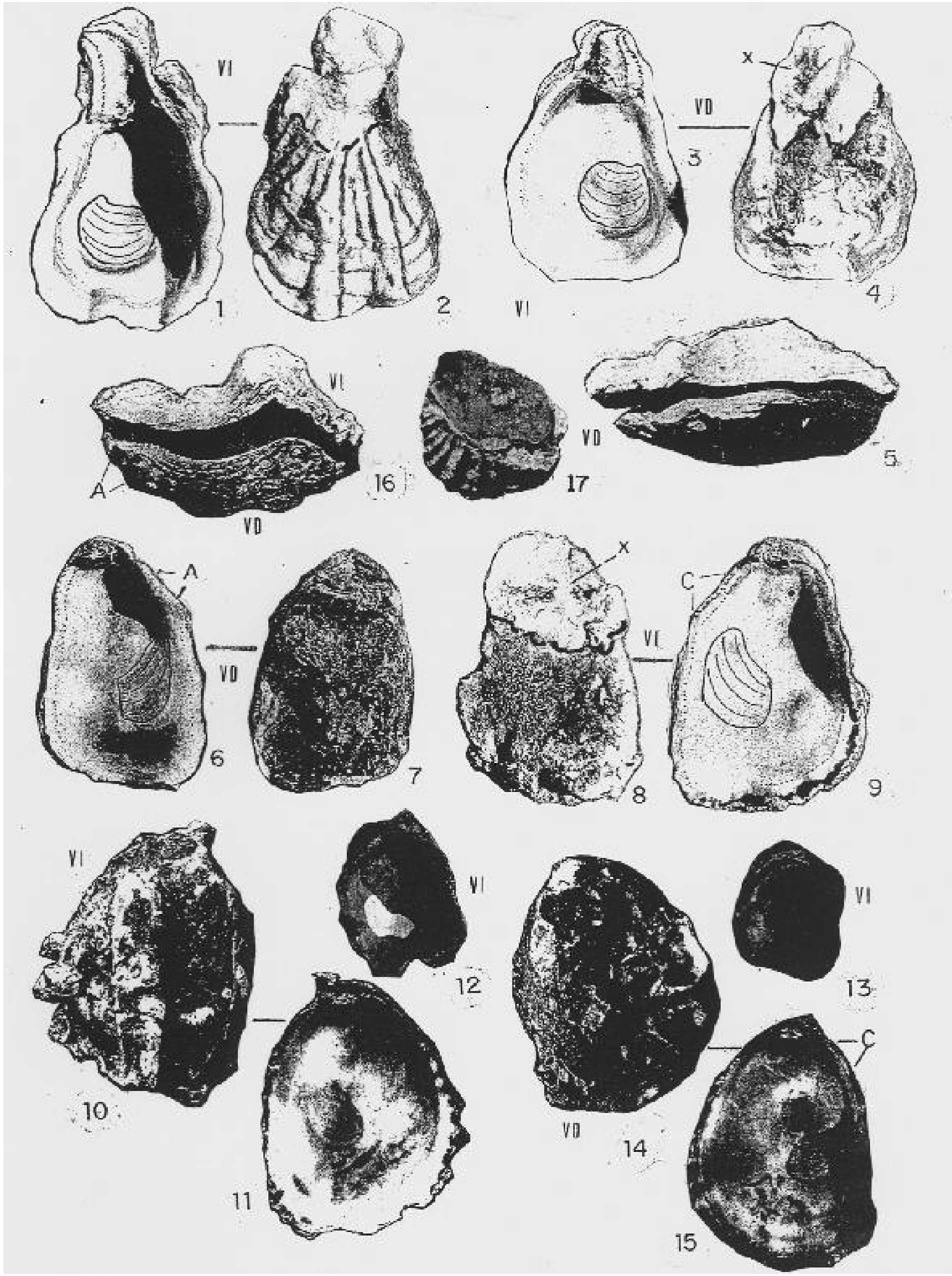


Figura 12. *Saccostrea* cf. *S. cuccullata.* Ejemplares recolectados vivos sobre rizóforos de mangle en Los Cachicatos. Golfo de Cariaco. Vista interna y externa (**1**, **2**) de una VI. Concavidad umbonal y resilífero alto y carente de chomata. Nótese la presencia de acostillado radial tosco y la ausencia de epibiontes. Vista interna y externa de la VD (**3**, **4**) correspondiente a la anterior. Se nota la ausencia de acostillado radial, a estilo de *Ostrea* (*Ostrea*). El resilífero es alto y ancho en ambas valvas. El xenomorfismo (x) de la VD refleja el área de adhesión de la VI. Las mismas valvas (**1-4**) articuladas y vistas desde el margen anterior (**5**) mostrando la ausencia de chomata. *Ostrea (Ostrea) lixula* (**6-9**, **16**). Ejemplar vivo recolectado por buceo al Este de Punta Charagato, isla de Cubagua, a 8 metros de profundidad en el cuadrante 18-E (Macsotay & Campos 2001) fijada sobre una roca calcárea. La VD (**6**, **7**) es de menor talla que la VI (**8**, **9**). **A**: anachomata; y **C**: catachomata. Nótese que los epibiontes consisten en algas calcáreas incrustantes y briozoarios. Las mismas valvas articuladas (**16**) vistas desde el margen anterior. Nótese la semejanza superficial con *Saccostrea* cf. *cuccullata* de la figura 12-5. *Ostrea (Ostrea) lixula* (**10-11**, **14-15**). Vistas externa e interna (**10**, **11**) de la VI y de la VD (**14**, **15**) de un ejemplar adulto, capturado vivo en el cuadrante E-21 (ver Macsotay & Campos 2001) entre 16-22 metros de profundidad. Nótese la superficie de adhesión a un objeto cilíndrico (**10**). *Saccostrea caraboboensis* (**12-13**, **17**). Aspecto interno de dos VI (**12**, **13**) donde se observa el umbo fuertemente opistogirado, muy distinto a las demás especies del género. El aspecto externo (**17**) de la misma VI del No. 12, donde se destaca el carácter pleurotético: 2/3 partes están adheridas a un fragmento de bivalvo, mientras que el 1/3 restante presenta acostillado radial. Fueron recolectadas en el Miembro Barrigón de la Formación Cumaná, edad Calabriense, Pleistoceno Temprano.

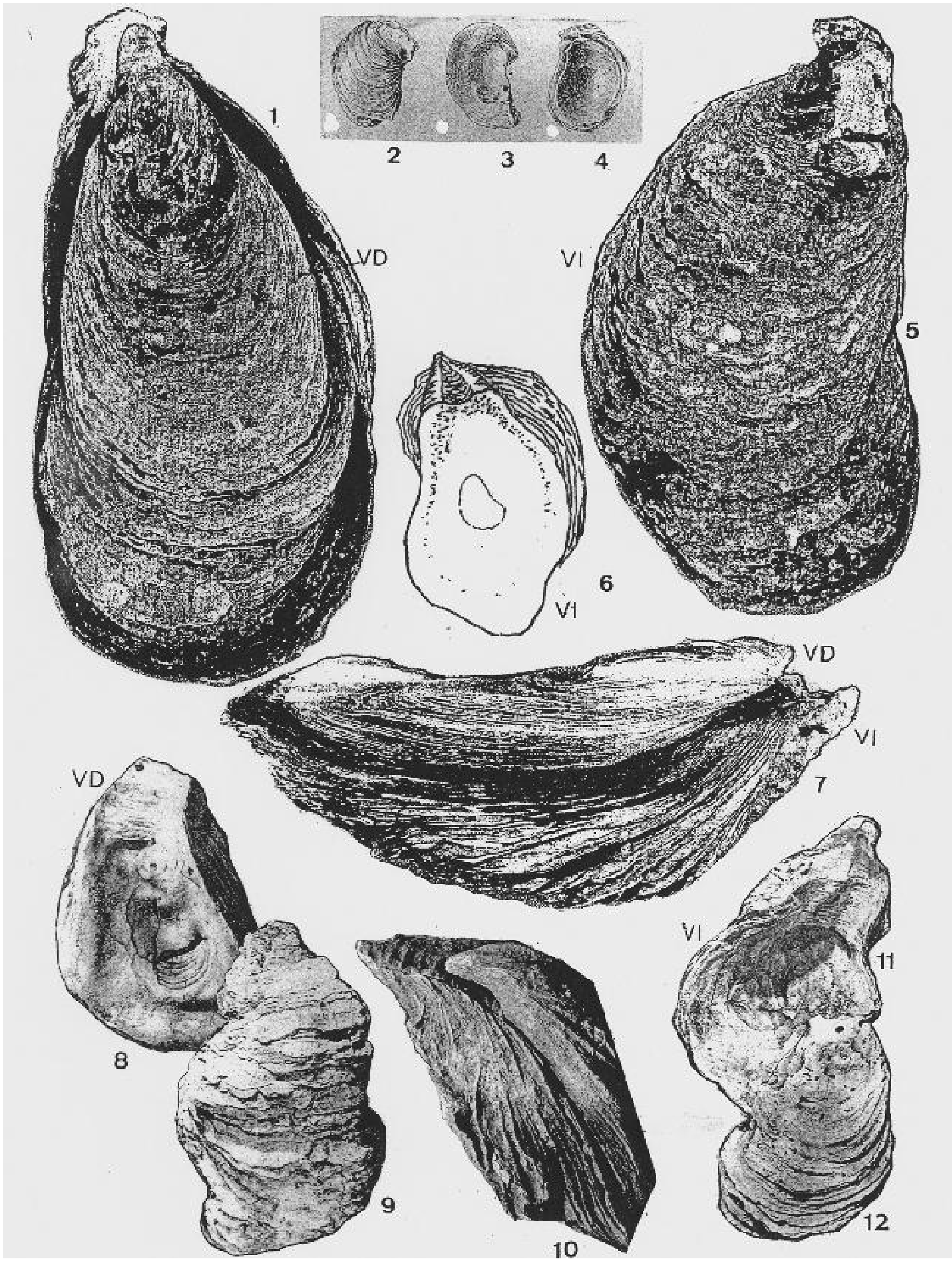


Figura 13. *Crassostrea paraibanensis* (**1-12**). Aspectos de ambas valvas articuladas, donde se observa la escultura lamelar concéntrica. La VD es menor que la VI (**5**) donde el área de fijación en el área umbonal es pequeña. Vista lateral (**7**) observable en posición de vida, especializado para vivir sobre fondos lodosos. Nótese el umbo saliente, apuntado y a menudo curvo. Reproducción del holotipo (Singarajah 1980: fig. 2), el cual mide 206 mm (alto) x 96 mm (ancho), mientras el diámetro de ambas valvas articuladas es de 72 mm. Fue hallado a 2.8 metros de profundidad en el estuario de Salinas, Paraiba, Brasil oriental. (**2-4**) reproducción de conchas juveniles, recolectadas en sedimentos de edad Pleistoceno Temprano de Trinidad (tomados de Maury 1912: pl. 5, figs. 3-5). Fueron identificados como *Ostrea puelchana* Maury non d'Orbigny, 1842. (**6**) Copia simplificada del aspecto interno de una VI ilustrada, recolectada viva en el estuario de Livramento, Brasil. Mide 182 mm (alto) x 100 mm (ancho) y posee un grosor de 80 cm (Singarajah 1980: fig. 3). (**8-9**, **11-12**) Aspectos interno y externo de una VD y una VI (**8-9**) de 90 mm (alto) x 60 mm (ancho); y de una VI y VD (**11-12**) de 105 mm (alto) x 65 mm (ancho), provenientes del campo Petrolero Vessigny, cerca de Pitch Lake, Trinidad. Formación Morne L'Enfer, edad Pliocena. (**10**) Aspecto lateral de un ejemplar articulado de 180 mm de alto, muestreado en la capa de *Crassostrea paraibanensis* de la figura 15. Nótese el grosor sostenido por ambas valvas y la prominencia de los umbos donde resalta la VI.

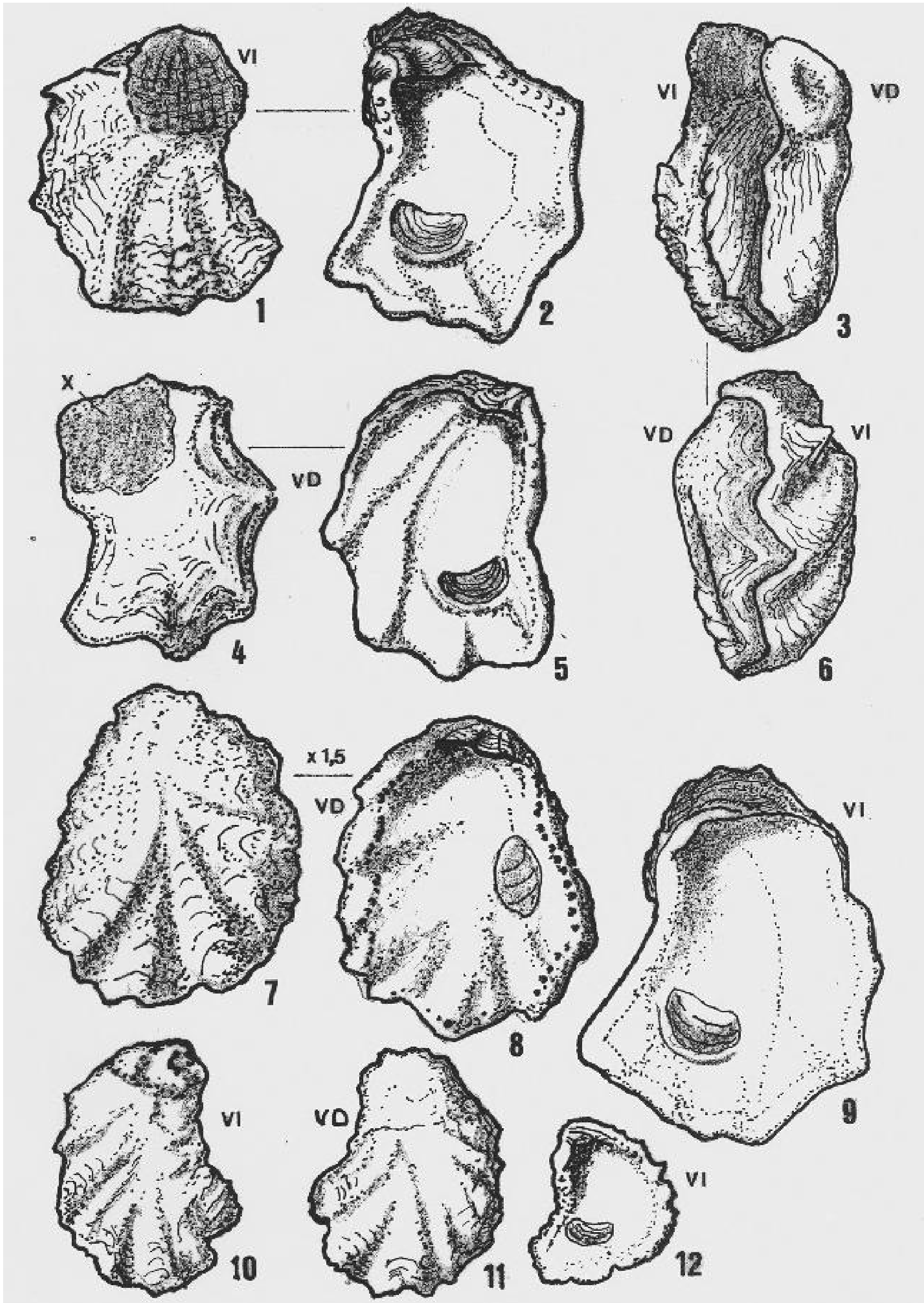


Figura 14. *Saccostrea palmula*. Vista externa (**1**) e interna (**2**) de las VI y VD correspondientes (**4**, **5**). Las mismas valvas articuladas vistas desde atrás (**3**) y desde adelante (**6**) para mostrar la asimetría bilateral y el carácter de las aplicaciones comisurales. Note la expresión xenomórfica (x) en la VD de la superficie de adhesión de la VI. Bahía de La Cañonera, estado Zulia. Capturado vivo. *Saccostrea guppyi* (**7**-**8**). Reproducción de las figuras originales de Woodring (1925, pl. 7, figs. 1, 2) en la que se muestra la vista externa e interna de la VD. Formación Bowden, Pleistoceno Tardío (Piacenziense), Jamaica. *Saccostrea gibsonsmithi* (**9**). Vista interna de la VI del holotipo de la especie, viva en la plataforma externa de Margarita. *Saccostrea palmula* (**10**-**12**) descrita originalmente con el nombre de *Ostrea democraciana chiriguarana* por H. Hodson (1927) de las formaciones Socorro y Urumaco, Mioceno Medio a Tardío, en facies marina de aguas someras, turbias, con abundante materia orgánica y de influencia salobre. El stock de *Saccostrea palmula* se inició en la cuenca de Falcón, (Venezuela) para luego migrar a la costa Pacífica de América Central.



Figura 15. Banco de *Crassostrea paraibanensis* en la parte superior de la Formación Aramina del Grupo Cubagua, de edad Plioceno Tardío. El afloramiento se halla a 1,5 km al Oeste-Suroeste del cementerio de la población de Manicuare, Península de Araya, estado Sucre. El banco consiste en areniscas calcáreas y asperón de cuarzo, en el cual se hallan ejemplares articulados adultos del bivalvo. Parte del banco se halla en posición de vida (recostados con su VI sobre el sedimento) y parte de las valvas desarticuladas, sugiriendo una depredación regular. Foto: Manuel Gil.

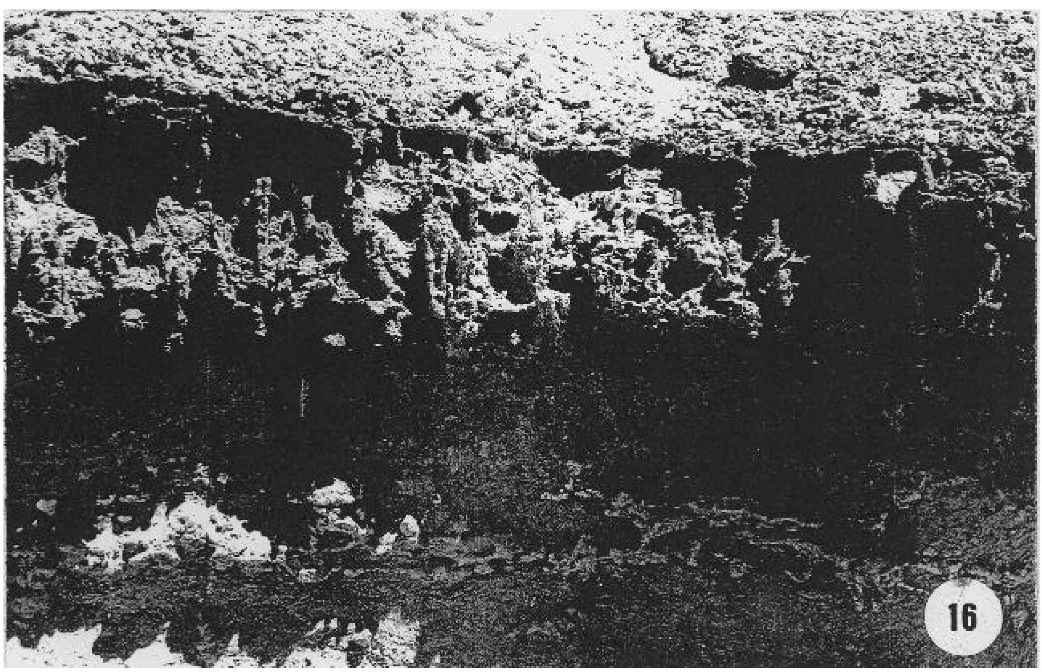


Figura 16. Horizonte de rizolitos de manglar fósil en la parte superior de la formación Aramina-. Este paquete de areniscas ferruginosas suprayace el horizonte de la figura 15, con el banco de *Crassostrea paraibanensis*. Representa la fosilización de los rizomas de mangles en posición de vida. El tope del horizonte de rizolitos de manglar, lo marca una capa centrimétrica de ferrolita, una arenisca firmemente cementada con Fe_2O_3. Este nivel marca la emersión del manglar y se halla cubierta por una arenisca calcárea conteniendo gasterópodos de un paleoambiente de bosque húmedo. En la parte inferior de la foto se observan nódulos dolomitizados de galerías de *Thalassinoides*, icnofósil, originado por actividad de crustáceos.